

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ЦЕНТРАЛЬНЫЙ СИБИРСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД СИБИРСКОГО
ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

КОБОЗЕВА Елена Валерьевна

**ВИДОВАЯ СПЕЦИФИЧНОСТЬ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ
ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВИДОВ StY-ГЕНОМНОЙ ГРУППЫ
РОДА *ELYMUS* L. АЗИАТСКОЙ РОССИИ**

03.02.01 – “Ботаника”

03.02.07 – “Генетика”

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научные руководители:

д.б.н., с.н.с. А.В. Агафонов,

д.б.н., с.н.с. С.В. Овчинникова

Новосибирск - 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Глава 1. Общая характеристика, видовой состав и распространение видов StY-геномной группы рода <i>Elymus</i> L.	10
1.1. Положение, объем и геномный состав рода <i>Elymus</i> в трибе Triticeae сем. Poaceae	10
1.1.1. Краткая характеристика рода <i>Elymus</i>	10
1.1.2. Традиционные подходы в систематике рода	11
1.1.3. Роль геномной системы классификации в систематике рода <i>Elymus</i> ...	13
1.2. Состав и общая характеристика StY-геномной группы видов рода <i>Elymus</i>	15
1.2.1. Положение видов StY-геномной группы в роде <i>Elymus</i>	15
1.2.2. Морфологическая, эколого-географическая характеристика StY-геномных видов и их распространение в Азиатской России	17
1.2.3. История рода <i>Roegneria</i> C. Koch	22
1.2.4. Гипотезы происхождения гаплома Y	25
1.3. Комплексный подход в применении классических и современных методов систематики и таксономии	26
1.3.1. Биосистематический подход к изучению растений и их видовой принадлежности	26
1.3.2. Применение белковых маркеров в биосистематике	30
1.3.3. Молекулярно-генетические аспекты как современный инструмент для классификации таксонов рода <i>Elymus</i>	32
1.3.4. Таксономические трудности видов StY-геномной группы	37
Глава 2. Материалы и методы	40
2.1. Материалы	40
2.2. Сравнительно-морфологический анализ	41
2.3. Экстракция и электрофорез белков зерновки и гистона H1	43
2.4. Анализ полиморфизма межмикросателлитных повторяющихся последовательностей (ISSR, inter simple sequence repeats) ДНК	46
2.5. Статистический анализ	48
2.6. Гибридизация и оценка наследования морфологических признаков	49

Глава 3. Таксономические отношения между видами StY-геномной группы подсекции <i>Curvati</i> рода <i>Elymus</i> на территории Азиатской России	52
3.1. Взаимоотношения центрально-азиатских видов <i>E. fedtschenkoi</i> , <i>E. nevskii</i> и <i>E. praeruptus</i>	52
3.1.1. Номенклатура и синонимика	53
3.1.2. Морфологическая дифференциация	54
3.1.3. Анализ изменчивости запасных белков эндосперма	62
3.1.4. Взаимоотношения видов, выявляемые молекулярно-генетическими методами	68
3.1.5. Репродуктивные взаимоотношения видов	75
3.2. Внутривидовой полиморфизм по морфологическим признакам и спектрам запасных белков эндосперма <i>E. gmelinii</i>	77
3.2.1. Номенклатура и синонимика	77
3.2.2. Анализ изменчивости морфологических признаков	84
3.2.3. Анализ изменчивости биохимических признаков	95
Глава 4. Изменчивость и таксономические отношения видов внутри и между подсекциями <i>Pendulini</i> и <i>Ciliares</i> рода <i>Elymus</i>	106
4.1. Изменчивость и таксономические взаимоотношения между видами подсекции <i>Pendulini</i> : <i>E. pendulinus</i> , <i>E. brachypodioides</i> и <i>E. vernicosus</i>	106
4.1.1. Номенклатура и синонимика	106
4.1.2. Анализ изменчивости морфологических признаков	113
4.1.3. Анализ изменчивости биохимических признаков	121
4.1.4. Молекулярно-генетический анализ	124
4.1.5. Репродуктивные взаимоотношения видов <i>E. pendulinus</i> , <i>E. brachypodioides</i> и <i>E. vernicosus</i>	129
4.2. Уровни морфологической и биохимической специфичности и репродуктивной обособленности видов подсекции <i>Ciliares</i> : <i>E. ciliaris</i> и <i>E. amurensis</i>	146
4.2.1. Номенклатура и синонимика	146
4.2.2. Анализ изменчивости морфологических признаков	153
4.2.3. Анализ изменчивости биохимических признаков	164
4.2.4. Уровни репродуктивной обособленности <i>E. ciliaris</i> и <i>E. amurensis</i>	171

4.3. Возможность интрогрессии между видами <i>E. ciliaris</i> и <i>E. pendulinus</i> в связи с гипотезами происхождения <i>E. amurensis</i>	176
4.3.1. Методологические предпосылки для установления филогении <i>E. amurensis</i>	176
4.3.2. Сравнительный анализ по экспериментальным данным	180
Глава 5. Форма верхних цветковых чешуй у видов с разной геномной конституцией и применение этого признака для целей таксономии в роде <i>Elymus</i>	192
Глава 6. Конспект видов рода <i>Elymus</i> с геномом StY на территории Азиатской России	201
Выводы	206
Список сокращений	208
Список литературы	209

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Дикорастущие виды трибы *Triticeae* Dum. являются близкими сородичами основных хлебных культур злаков (сортов мягкой и твердой пшеницы, ячменя посевного, ржи посевной) и поэтому привлекают внимание исследователей, как богатый резерв для их дальнейшей селекции. Самым крупным в трибе, широко распространенным и обширным по биоразнообразию является род многолетних трав – *Elymus* L. Прямые скрещивания хлебных злаков с участием видов *Elymus* к настоящему времени не принесли сколько-нибудь значимых результатов (Lu et al., 1990, 1991), поэтому в области селекции на первый план выходят методы генной инженерии. В рамках фундаментальных исследований рода наиболее острыми следует рассматривать вопросы филогении, видообразования и микроэволюции. Именно поэтому задачи таксономии, как инструмента изучения природного разнообразия, остаются чрезвычайно актуальными, так как неадекватная классификация генотипов и неверное определение видовой принадлежности и присвоение таксономического ранга могут привести к ошибочным выводам на любом этапе познания. В связи с такой постановкой проблемы важно отметить необходимость проведения комплексных исследований на основе как традиционных методов систематики растений, так и современных методов экспериментальной биологии и молекулярной генетики.

По результатам цитогенетических исследований видов трибы *Triticeae* известно, что род *Elymus* s. l. образован видами с различной геномной конституцией. В Азиатской России распространены виды только трех гаплонных комбинаций: SH, SY, SHY. В отличие от SH и SHY-геномных видов, SY-геномная группа видов до сих пор специально не изучалась.

При последней ревизии рода *Elymus* во флоре России была построена общепринятая система, в которой StY-геномные виды входят в состав двух секций *Goulardia* (Husn.) Tzvelev и *Clinelymopsis* (Nevski) Tzvelev, наряду с видами другой геномной конституции. В Азиатской части России распространены

только виды из секции *Gouldardia*. При этом видовой ранг некоторых близкородственных таксонов вызывает сомнение.

Цель и задачи исследования. Цель работы – комплексное исследование таксономических взаимоотношений и уровней родства StY-геномных видов рода *Elymus* на территории Азиатской России. Для достижения данной цели нами были поставлены следующие задачи:

1. Проанализировать таксономические взаимоотношения центрально-азиатских видов *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii* и *E. praeruptus*, используя сравнительно-морфологический, эколого-географический, биохимический (запасные белки эндосперма) и молекулярно-генетический методы.

2. Изучить полиморфизм и специфичность *E. gmelinii* на основе морфологических, эколого-географических и биохимических критериев в сравнении с морфологически близкими видами *E. fedtschenkoi* и *E. pendulinus*. Оценить целесообразность отнесения *E. gmelinii* к подсекции *Curvati*.

3. Проследить таксономические связи между видами *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* с использованием морфологических, эколого-географических и репродуктивных критериев, биохимических (электрофорез запасных белков эндосперма и гистона H1) и молекулярно-генетических ISSR-маркеров.

4. Определить уровни морфологической, биохимической и репродуктивной обособленности и таксономический ранг *E. ciliaris* и *E. amurensis*.

5. Определить возможность интрогрессии между видами *E. ciliaris* и *E. pendulinus* в связи с гипотезами происхождения *E. amurensis*.

6. Проверить достоверность признака формы верхних цветковых чешуй, как диагностического, для разделения видов с разной геномной конституцией на уровне секции.

7. Провести ревизию и уточнить таксономическую систему изученных видов.

Защищаемые положения:

1. Изучение отношений скрещиваемости между биотипами видов рода *Elymus* и последствий гибридизации в поколениях является одним из эффективных методов для выявления особенностей взаимоотношений таксонов на микроэволюционном уровне.

2. Результаты комплексных исследований взаимоотношений видов StY-геномной группы рода *Elymus* на территории Азиатской России позволяют рассматривать их в пределах новой самостоятельной секции *Gmelinia* и 4 подсекций.

Научная новизна работы. Впервые на основании геномной системы классификации, виды StY-геномной группы рода *Elymus* на территории Азиатской России были тщательно изучены с позиций биосистематики. Впервые исследованы взаимоотношения видов из различных секций рода, несущих общий геном, с применением комплексного методического подхода, включающего сравнительно-морфологический, эколого-географический, биохимический (электрофорез запасных белков эндосперма), молекулярно-генетический методы, а также метод гибридизации. У изучаемой группы выявлены наиболее стабильные морфологические признаки, которые могут быть использованы в таксономии. Показано генетическое единство близкородственных видов и вариабельность многих диагностических признаков. На основании полученных данных StY-геномная группа видов выделена в отдельную секцию и построена ее система. Выделены одна новая секция и одна подсекция.

Личный вклад автора. Основная часть работы выполнена автором самостоятельно. Опыты по электрофоретическому разделению гистона H1 выполнены к.б.н. Д.Е. Никоновой. Также в работу были включены некоторые результаты электрофореза запасных белков эндосперма семян, полученные ранее д.б.н. А.В. Агафоновым и к.б.н. Д.Е. Никоновой. ISSR анализ StY-геномной группы видов был проведен при участии С.В. Асбаганова и к.б.н. Д.Е. Никоновой. Статистическая обработка электрофоретических опытов по теме

взаимоотношения видов *E. ciliaris* – *E. pendulinus* с использованием программы BioNumerics выполнена [С. И. Татьковым].

Теоретическая и практическая значимость. Полученные результаты могут быть использованы для дальнейшего пересмотра таксономического состава рода *Elymus* на основе сочетания классических и новых (экспериментальных) методов исследования. Применение комплексного методического подхода при изучении межвидовой и внутривидовой изменчивости имеет практическое значение при отборе генотипов для интродукции, селекции и сохранения их в генбанках для решения вопросов охраны природного генофонда пшеницевых.

Апробация работы. Результаты работы были представлены на 11 всероссийских и международных конференциях, среди которых: II (IV) Всерос. молодежная научно-практ. конф. “Перспективы развития и проблемы современной ботаники” (Новосибирск, 2010); IV Междунар. конф. “Проблемы изучения растительного покрова Сибири” (Томск, 2010); V Всерос. конф. с междунар. участием “Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока” (Красноярск, 2010); Всерос. конф., посвящ. 65-летию Центрального сибирского ботанического сада и 100-летию со дня рождения проф. К.А. Соболевской и А.В. Куминовой “Проблемы сохранения растительного мира Северной Азии и его генофонда” (Новосибирск, 2011); Междунар. научн. конф. “Растительный мир и его охрана” (Алматы, Казахстан, 2012); X и XI Междунар. научно-практ. конф. “Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии” (Барнаул, 2011, 2012); II (X) Междунар. бот. конф. молодых ученых (Санкт-Петербург, 2012). I научно-практ. конф. “Ботаническое образование в России: прошлое, настоящее, будущее” (Новосибирск, 2013); 7-ой Междунар. симпозиум по Пшеницевым “7 International *Triticeae* Symposium” (Chengdu, China, 2013); Всерос. конф. “Растительный мир Северной Азии: проблемы изучения и сохранения биоразнообразия” (Новосибирск, 2013).

Публикации. По материалам диссертации автором опубликовано 14 работ, из них 2 статьи в рецензируемых журналах, входящих в список ВАК.

Структура диссертации. Работа состоит из введения, шести глав, выводов и списка литературы. Диссертация изложена на 227 страницах, включает 35 таблиц и 89 рисунков. Список цитируемой литературы содержит 240 источников, из них 147 на иностранных языках.

Благодарности. Исследования проведены при финансовой поддержке: РФФИ (грант № 08-04-00747, № 11-04-00861, № 12-04-10144), НО “Благотворительный фонд культурных инициатив (Фонд Михаила Прохорова)”, гранта поддержки молодых ученых ведущих высших учебных заведений и научных исследовательских центров компании ОПТЭК, 2012 г. (Carl Zeiss AG, Германия).

Искренне благодарю своих руководителей д.б.н. А.В. Агафонова и д.б.н. С.В. Овчинникову, которые направляли меня при выполнении работы и многому меня научили. Выражаю искреннюю признательность моим первым учителям – сотрудникам лаборатории интродукции пищевых растений ЦСБС СО РАН и особенно к.б.н. И.Г. Боярских, за полученный опыт в области интродукции растений и привитый интерес к научной работе.

Считаю своим долгом выразить благодарность проф., д.б.н. О.В. Дорогиной, С.В. Асбаганову, к.б.н. Д.Е. Никоновой, к.б.н. Н.С. Звягиной, Dr. V. Salomon (Swedish University of Agricultural Sciences, Dept. of Plant Breeding and Biotechnology, Alnarp, Sweden) за помощь в проведении исследований и критическое обсуждение результатов, д.б.н. Н.С. Пробатовой (БПИ ДВО РАН) за ценные консультации, ученому секретарю д.б.н. Е.В. Байковой за ценные советы при выполнении работы.

Я признательна кураторам и сотрудникам гербариев научных учреждений Санкт-Петербурга, Владивостока, Новосибирска, Барнаула, Томска, Улан-Удэ за предоставленную возможность работы с коллекциями.

Благодарю сотрудников Алтайского филиала ЦСБС СО РАН “Горно-Алтайский ботанический сад” за помощь в проведении экспедиционных исследований, А.А. Красникова, С.В. Лукьянчикова и И.Г. Селютина за техническую и редакционную помощь при оформлении работы.

Благодарю своих родителей и коллег за постоянную помощь и поддержку.

ГЛАВА 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА, ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ STY-ГЕНОМНОЙ ГРУППЫ РОДА *ELYMUS* L.

1.1. Положение, объем и геномный состав рода *Elymus* в трибе *Triticeae* сем. *Poaceae*

1.1.1. Краткая характеристика рода *Elymus*

Род *Elymus* L. (Пырейник) относится к дикорастущим многолетним травам трибы *Triticeae* Dum. (Пшеницевые) из семейства *Poaceae* Barnh. (Мятликовые или Злаки). По последним данным в роде насчитывается около 100 видов (Цвелев, Пробатова, 2010), таким образом, *Elymus* – самый большой род в трибе *Triticeae*. Представители рода распространены на всех континентах, кроме Антарктиды, не менее половины видов представлены в Евразии, и центральноазиатская часть этого континента считается родиной *Elymus*. Представители рода встречаются во всех внетропических климатических поясах и на высотах до 5000 м над уровнем моря, а отчасти и в горных районах тропиков (Цвелев, Пробатова, 2010), и занимают самые разнообразные экологические ниши.

Виды рода *Elymus* – растения 15-200 см высотой, чаще дерновинные, редко короткокорневищные. Стебель прямой, с расставленными узлами и линейными листьями. Колосья прямые или поникающие, обычно линейные имеют по 1, реже 2-3 (4) колоска с нераспадающейся при плодах осью (Цвелев, 1976; Цвелев, Пробатова, 2010). Цветки обоеполые, имеющие короткие ножки, составляющие членистую колосковую ось.

Основная форма опыления у большинства видов рода – самоопыление, но многие виды также способны и к перекрестному опылению (факультативные самоопылители). Самоопыление обеспечивает высокую семенную продуктивность даже при низкой плотности популяции растений, и становится возможным благодаря трём основным факторам: большому количеству пыльцы, которая созревает одновременно с женскими гаметофитами, отсутствию генетических систем самонесовместимости, полиплоидной природе генома,

которая обеспечивает гетерозиготность по большому числу признаков, что помогает лучше приспосабливаться к неблагоприятным условиям среды.

Род является полиморфным и морфологические границы некоторых видов, в силу широкой вариабельности признаков, становятся менее очевидными, в особенности, если перекрываются показатели признаков. Даже внутри одного вида встречается существенное морфологическое разнообразие, вызванное широкой нормой реакции и адаптации к различным условиям среды. Одной из причин существенной вариабельности видов послужила их способность к образованию множества межвидовых и межродовых гибридов. Результаты искусственной гибридизации, проведенной в 267 внутри- и межвидовых комбинациях скрещиваний, показали, что между большинством видов нет существенных репродуктивных барьеров (Агафонов, 1997, 2004; Агафонов и др., 2002; Герус, Агафонов, 2006).

1.1.2. Традиционные подходы в систематике рода

Род *Elymus*, объединявший изначально только шесть таксонов видового ранга, был описан К. Линнеем в 1753 году (Linnaeus, 1753) в труде “Species plantarum”. Последующее деление *Elymus* на три секции в обработке А. Гризебаха было основано на признаках колоса, и род к тому времени насчитывал уже семнадцать видов (Grisebach, 1853).

Большинство видов современного рода *Elymus* до 60-х гг. XIX в. входило в состав рода *Agropyron* Gaertner. Ранее род *Agropyron* включал почти все виды злаков, имеющие одиночные колоски на уступе стержня, но существенно разобщенные по другим биологическим характеристикам.

С.А. Невский (1933) был первым, кто постарался классифицировать трибу *Triticeae* с учетом филогенетических связей (Barkworth, 1992). При ревизии рода *Agropyron* С.А. Невский (1933, 1934) сгруппировал виды по относительно однородным, для каждой группы, признакам и признал еще три рода: *Roegneria* С. Koch, *Elytrigia* Desv. и *Anthosachne* Steud. Так называемые “гребенчатые травы” вошли в состав рода *Agropyron*, в род *Roegneria* были помещены дерновинные и

самоопыляющиеся виды, а род *Elytrigia* составили длиннокорневищные (вместе с некоторыми дерновинными) растения. При этом С.А. Невский отметил родство *Roegneria* и *Anthosachne* с небольшой группой видов рода *Elymus* s. str. (*Clinelymus*).

В 1964 году Н.Н. Цвелев предположил, что род *Roegneria* более близок к роду *Elymus*, чем к *Elytrigia*, хотя виды *Roegneria* и *Elytrigia* имеют морфологическое сходство (Цвелев, 1964). Позднее виды рода *Roegneria* были перенесены в *Elymus* (Цвелев, 1972а). Род *Elymus* включал дерновинные виды с мелкими пыльниками и способностью к самоопылению. Все виды, не подходящие по этим критериям, были исключены из рода. В таком довольно широком объеме род *Elymus* был опубликован в сводке “Злаки СССР” (Цвелев, 1976).

В 80-е годы система рода *Elymus* пересматривалась многими авторами в сторону его укрупнения путем включения в *Elymus* других родов. Таким образом, согласно концепциям разных авторов род *Elymus* предлагалось объединить с 1–12 родами (табл. 1). При этом D. Dewey (1984) и A. Löve (1984) предложили, различать роды в *Triticeae* прежде всего в соответствии с геномной конституцией.

Таблица 1

Объем рода *Elymus* в понимании разных авторов по данным M. Barkworth (1992)

Melderis, 1978; 1980	Löve, 1984	Цвелев, 1976; 1987	Clayton & Renvoize, 1986	Baum, 1979; Baum et al., 1991
<i>Anthosachne</i> <i>Elytrigia</i> <i>Lophopyrum</i> <i>Pseudoroegneria</i> <i>Roegneria</i> <i>Sitanion</i> <i>Terrellia</i> <i>Thinopyrum</i> <i>Trichopyrum</i> <i>Australopyrum</i>	<i>Anthosachne</i> <i>Hystrix</i> <i>Roegneria</i> <i>Sitanion</i> <i>Terrellia</i>	<i>Anthosachne</i> <i>Roegneria</i>	<i>Anthosachne</i> <i>Elytrigia</i> <i>Lophopyrum</i> <i>Pseudoroegneria</i> <i>Roegneria</i> <i>Terrellia</i> <i>Thinopyrum</i> <i>Pascopyrum</i>	<i>Pseudoroegneria</i>

В настоящее время род *Elymus* содержит около 100 таксонов видового ранга (Цвелев, Пробатова, 2010). Для флоры России указывается 53 вида рода *Elymus*, которые подразделяются на четыре секции: *Turczaninovia* (Nevski) Tzvelev, *Gouardia* (Husn.) Tzvelev, подразделена на 9 подсекций, *Clinelymopsis* (Nevski) Tzvelev и *Elymus*. Данная классификация основана исключительно на морфологических признаках.

1.1.3. Роль геномной системы классификации в систематике рода *Elymus*

Род *Elymus* содержит только аллополиплоидные виды, генотипы которых состоят из двух или более пар разнокачественных геномов – гапломов (каждый элементарный геном аллоплоида носит название гаплома). Основное число хромосом базовых гапломов у рода *Elymus*, как и других родов трибы *Triticeae* – $x = 7$. Около 75 % видов рода являются тетраплоидами ($4n$), приблизительно 20 % видов — гексаплоиды ($6n$) и лишь некоторые из них (менее 5 %) являются октаплоидами ($8n$) (Dewey, 1984; Löve, 1984).

Генетическая основа рода *Elymus* представлена пятью гапломами, филогенетически произошедшими от различных родов трибы *Triticeae*:

- 1) “St”, имеющего происхождение от *Pseudoroegneria* (Nevski) A. Löve (Dewey, 1967);
- 2) “H”, произошедшего от рода *Hordeum* L. (Dewey, 1971);
- 3) “Y” (Dewey, 1984), точных данных о его филогенетическом происхождении на данный момент нет, ряд гипотез мы рассмотрим в подглаве 1.2.4. “Гипотезы происхождения Y гаплома”;
- 4) “P” – произошедшего от *Agropyron* Gaertn. (Jensen, 1990);
- 5) “W” – имеющего происхождение от *Australopyrum* (Tzvelev) Löve (Crane, Carman, 1987; Torabinejad, Mueller, 1993; Wang, Jacobs, 2002).

Гаплом “St” изначально, при его открытии, назывался гапломом “S” (Dewey, 1967), но позднее был переименован, согласно номенклатуре геномных символов, разработанной для трибы *Triticeae* (Wang et al., 1994).

Базисный геном St при комбинации с одним или более гапломов трибы

Triticeae образует гаплонные комбинации, составляющие геномные формулы видов. К настоящему времени для рода *Elymus* идентифицировано 7 геномов: StStHH и StStYY — для тетраплоидных видов ($2n=4x=28$) и StStStStHH, StStStStYY, StStHHYY, StStYYWW и StStYYPP — для гексаплоидных видов ($2n=6x=42$) (Dewey, 1967, 1968, 1970, 1974, 1984; Jensen, 1990, 1993, 1996; Lu et al., 1995; Lu, Bothmer, 1991, 1993; Salomon, 1993, 1994; Salomon, Lu, 1992; Mason-Gamer et al., 2010).

С того времени, когда геномная конституция видов рода *Elymus* обрела известность, ее стали предлагать в качестве стабильного генетического критерия для классификации таксонов (Löve, 1984) и, на данный момент, система трибы динамично перестраивается в соответствии с “Геномной системой классификации”, предложенной D. Dewey (1984).

За относительно короткий промежуток времени в систематике трибы *Triticeae* произошли существенные изменения в связи с “Геномной системой классификации”. Так, некоторыми систематиками высказывалось предложение объединить виды с StYP-геномной конституцией в род *Kengyilia* (Yen, Yang, 1990). Так же предлагалось восстановить родовое название *Roegneria* с включением в него StY-геномных видов (Baum et al., 1991; Jensen, Chen, 1992), но многие исследователи не согласились с этим. Помимо этого, относительно недавно, С. Yen с коллегами (Yen et al., 2005a) описали новый род *Douglasdeweya* С. Yen, J.L. Yang, В.Р. Baum, включающий два аллотетраплоидных вида с геномной конституцией PPStSt, ранее относимых к роду *Pseudoroegneria*.

Тогда же С. Yen с коллегами (Yen et al., 2005b) опубликовал работу, в которой разделил *Elymus* на шесть родов в соответствии с геномной конституцией: *Roegneria* С. Koch (StStYY), *Anthosachne* Steudel (StStWWYY), *Kengyilia* С. Yen & J.L. Yang (PPStStYY), *Campeiostrachys* Drobow (HHStStYY), и *Elymus* L. (StStHH, StStStHH, и StStHHHH). Помимо того, в свою систему С. Yen включил недавно описанный им род *Douglasdeweya* С. Yen, J.L. Yang & В.Р. Baum (PPStSt). Однако, отклоняясь от принципов А. Löve, большинство ботаников до настоящего времени помещают семь геномных комбинаций в единый род *Elymus* s. l.

Относительно геномного критерия родов высших растений, Н.Н. Цвелев выразил свое мнение следующим образом: “Геномный критерий родов придает основное значение всей информации, содержащейся в хромосомном наборе, т.е. потенциальным возможностям последнего. Для целей же систематики всегда основное значение имел фенотип, т.е. то, что конкретно реализуется в ходе онтогенеза. Уже давно известно, что каждый генотип содержит большое количество избыточной информации, не принимающей участие в онтогенезе. ...Конечно, как специалистам-систематикам, так и практикам, привыкшим судить о родстве родов по морфологическим признакам, т.е. по фенотипу, трудно принять геномный критерий родов. Но нельзя не признать, что потенциальные возможности генотипа, значительно более широкие при наличии у видов сложных геномов, также имеют существенное значение, особенно для последующей эволюции. Не случайно виды родов, имеющих сложные геномы, более полиморфны и более активны (более способны приспосабливаться к новым условиям существования), чем виды родов, имеющие простые геномы, что является следствием уже упомянутой выше деспециализации при гибридизации. Что можно сказать в заключение о возможностях практического применения геномного критерия? В настоящее время они, конечно, очень ограничены, так как геномный анализ требует проведения очень трудоемких исследований. Однако то, что невозможно теперь, со временем может стать возможным. Вероятно, будет разработана новая методика, значительно облегчающая геномный анализ, который, несомненно, очень перспективен” (Цвелев, 1991, с. 675–676).

1.2. Состав и общая характеристика StY-геномной группы видов рода *Elymus* L.

1.2.1. Положение видов StY-геномной группы в роде *Elymus* L.

Обработка А. Löve (1984) во многом была основана на данных морфологической изменчивости, поскольку информации о геномной конституции некоторых видов было недостаточно. В.-R. Lu и В. Salomon (1992) пересмотрели секционное деление рода основываясь на цитологических исследованиях, и предложили систематизировать виды StY-геномной группы в соответствии с их

географическим распространением. Согласно их данным около 40 видов StY-геномной группы *Elymus* были распространены на территории Азии. По таксономической системе А. Löve (1984) род *Elymus* включал виды с геномной конституцией, состоящей из гапломов St и H, поскольку информация о гаплоте Y не была доступна на момент написания данной публикации. Таким образом, StY-геномные виды были помещены в различные секции рода. В секцию *Elymus* входили 5 видов, *Goulardia* (Husnot) Tzvelev – 24 вида, *Clinelymopsis* (Nevski) Tzvelev – 1 вид и секция *Anthosachne* (Steud.) Tzvelev включала 10 видов. В.-R. Lu и В. Salomon (1992) провели обширные исследования по гибридизации и цитологии у 27 StY-геномных видов, представленных в 4 разных секциях. В результате анализа 175 гибридных растений F₁ (в 128 межвидовых комбинациях скрещивания) выяснилось, данные мейотического спаривания хромосом в мейозе (метафаза I) не согласуются с традиционной классификацией видов. Виды из различных секций, имеющие географически близкие ареалы, образовывали значительно большее число бивалентов (более чем 20) хиазм на клетку, тогда как гибриды видов одной секции показали более низкие показатели хиазмообразования (в среднем менее чем 8 хиазм на клетку). В.-R. Lu и В. Salomon отмечают тенденцию уменьшения степени геномного родства при увеличении географической дистанции у видов StY-геномной группы. В связи с этим, авторы предложили секционное деление на основе географического распространения видов. Таким образом, StY-геномные виды были приблизительно разделены на четыре группы: восточноазиатскую группу, содержащую 18 видов; южную центрально-азиатскую группу, включающую 4 таксона; северную центрально-азиатскую, включающую 3 таксона и западно-азиатскую группу, содержащую только 2 известных вида. При этом частота хромосомного спаривания между видами внутри групп в среднем составляла 19-23 хиазм на клетку, тогда как у гибридов между видами из разных групп в среднем она составляла 11-18 хиазм на клетку. Исключение составили гибриды между южной центрально-азиатской и северной центрально-азиатской группами видов, у которых частота хромосомного спаривания составляла в среднем 20

хиазм на клетку. Вероятно, эти группы могут быть объединены и составлять одну центрально-азиатскую группу.

1.2.2. Морфологическая, эколого-географическая характеристика StY-геномных видов и их распространение в Азиатской России

В состав StY-геномной группы *Elymus* входит более чем 75% всех известных тетраплоидных видов, распространенных на территории Азии (Sun, Salomon, 2009), у большинства из них геномная конституция определена цитогенетически. На территории Азиатской части России распространена небольшая группа этих видов (табл. 2). Кроме того, согласно исследованиям, основанным на гибридизации А.В. Агафонова (2007) к StY-геномной группе следует отнести и некоторые другие виды, указанные для территории России (Цвелев, Пробатова, 2010): *E. amurensis* (Drobow) Czer., *E. brachypodioides* (Nevski) Peschkova, *E. vernicosus* (Nevski ex Grub.) Tzvelev, *E. kurilensis* Probat. [сведен в синонимы к *E. pendulinus* var. *yessoensis* (Honda) Tzvelev (Цвелев, Пробатова, 2010)]. Виды рода *Elymus*, распространенные на территории Азиатской России и имеющие общий геном StY, в настоящее время отнесены к секции *Goulardia* (Husnot) Tzvelev и трем подсекциям: *Curvati* (Nevski) Tzvelev, *Pendulini* (Nevski) Tzvelev и *Ciliares* (Nevski) Tzvelev (Цвелев, Пробатова, 2010).

Согласно данным исследователей А.Б. Безделева и Т.А. Безделева (2006) на Дальнем Востоке виды StY-геномной группы *Elymus* относятся к многолетним летнезеленым травянистым короткокорневищно-кистекарневым дерновинным симподиально нарастающим поликарпикам с удлинённым прямостоячим или полурозеточным прямостоячим побегом (табл. 3). Колосья прямые или наклоненные с одиночными колосками.

Аллотетраплоидные виды рода *Elymus*, исследуемые в работе

Название вида / Автор геномной конституции	Синонимика
Sect. <i>Goulardia</i> (Husnot) Tzvelev / Subsect. <i>Curvati</i> (Nevski) Tzvelev	
<i>E. fedtschenkoii</i> Tzvelev П. Федченко / Liu, Dewey, 1983	<i>Agropyron curvatum</i> Nevski, <i>Roegneria curvata</i> (Nevski) Nevski, <i>Elymus macrolepis</i> Drobov
<i>E. nevskii</i> Tzvelev П. Невского / Salomon, 1993	<i>Agropyron ugamicum</i> Drobov, <i>Roegneria ugamica</i> (Drobov) Nevski, <i>Elymus dentatus</i> subsp. <i>ugamicus</i> (Drobov) Tzvelev
<i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvelev П. Гмелина / Jensen, Hatch, 1989	<i>Triticum caninum</i> var. <i>gmelinii</i> Ledeb., <i>Agropyron gmelinii</i> (Ledeb.) Scribn. et J. G. Smith, <i>A. turczaninovii</i> Drobow, <i>Triticum rupestre</i> Turcz. ex Ganesch., <i>Roegneria turczaninovii</i> (Drobow) Nevski, <i>R. gmelinii</i> (Ledeb.) Kitag., <i>Semeiostachys turczaninovii</i> (Drobow) Drobow
Subsect. <i>Pendulini</i> (Nevski) Tzvelev	
<i>E. pendulinus</i> (Nevski) Tzvelev П. повислый / Lu et al., 1990 var. <i>pendulinus</i>	<i>Roegneria pendulina</i> Nevski, <i>Triticum caninum</i> var. <i>amurense</i> Korsh., <i>Agropyron pendulinum</i> (Nevski) Vorosch.
<i>E. pendulinus</i> var. <i>yesoensis</i> (Honda) Tzvelev	<i>Agropyron yesoense</i> Honda, <i>E. nipponicus</i> Jaaska, <i>E. kurilensis</i> Probat.
<i>E. brachypodioides</i> (Nevski) Peschkova П. коротконожковый	<i>Roegneria brachypodioides</i> Nevski, <i>Agropyron brachypodioides</i> (Nevski) Serg., <i>E. pendulinus</i> var. <i>brachypodioides</i> (Nevski) Probat.
<i>E. vernicosus</i> (Nevski ex Grub.) Tzvelev П. глянцевитый	<i>Agropyron vernicosum</i> Nevski ex Grub., <i>E. pendulinus</i> subsp. <i>brachypodioides</i> (Nevski ex Grub.) Tzvelev
Subsect. <i>Ciliares</i> (Nevski) Tzvelev	
<i>E. ciliaris</i> (Trin.) Tzvelev П. реснитчатый / Dewey, 1984	<i>Triticum ciliare</i> Trin., <i>Agropyron ciliare</i> (Trin.) Franch., <i>Roegneria ciliaris</i> (Trin.) Nevski
<i>E. amurensis</i> (Drobow) Czer. П. амурский	<i>T. ciliare</i> f. <i>pilosum</i> Korsh., <i>Agropyron amurense</i> Drobow, <i>Elymus ciliaris</i> subsp. <i>amurensis</i> (Drobow) Tzvelev <i>Roegneria amurensis</i> (Drobow) Nevski
Sect. <i>Anthosachne</i> (Steud.) Tzvelev	
<i>E. praeruptus</i> Tzvelev* П. прерывистоколосый / Salomon, 1993	<i>Agropyron interruptum</i> Nevski, <i>Roegneria interrupta</i> (Nevski) Nevski, <i>Semeiostachys interrupta</i> (Nevski) Drobow

* *E. praeruptus* – центрально-азиатский вид, тогда как все остальные таксоны приведены согласно последней сводке по России Н.Н. Цвелева, Н.С. Пробатовой (2010).

Жизненные формы StY-геномных видов рода *Elymus*

Вид	Жизненная форма
<i>E. amurensis</i> (Drobow) Czer.	Многолетний летнезеленый травянистый короткокорневищно-кистекарневой рыхло-дерновинный симподиально нарастающий поликарпик с полурозеточным прямостоячим побегом
<i>E. ciliaris</i> (Trin.) Tzvelev	Многолетний летнезеленый травянистый короткокорневищно-кистекарневой дерновинный симподиально нарастающий поликарпик с удлинённым прямостоячим побегом
<i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvelev	Многолетний летнезеленый травянистый короткокорневищно-кистекарневой симподиально нарастающий поликарпик с удлинённым прямостоячим побегом
<i>E. pendulinus</i> (Nevski) Tzvelev <i>E. kurilensis</i> Probat.	Многолетний летнезеленый травянистый короткокорневищно-кистекарневой рыхло-дерновинный симподиально нарастающий поликарпик с удлинённым прямостоячим побегом

Виды StY-геномной группы произрастают в Западной, Центральной и Восточной Азии (рис. 1). Таким образом, на территории России расположена северная граница всего ареала видов (Lu, Salomon, 1992; Lu, 1994).

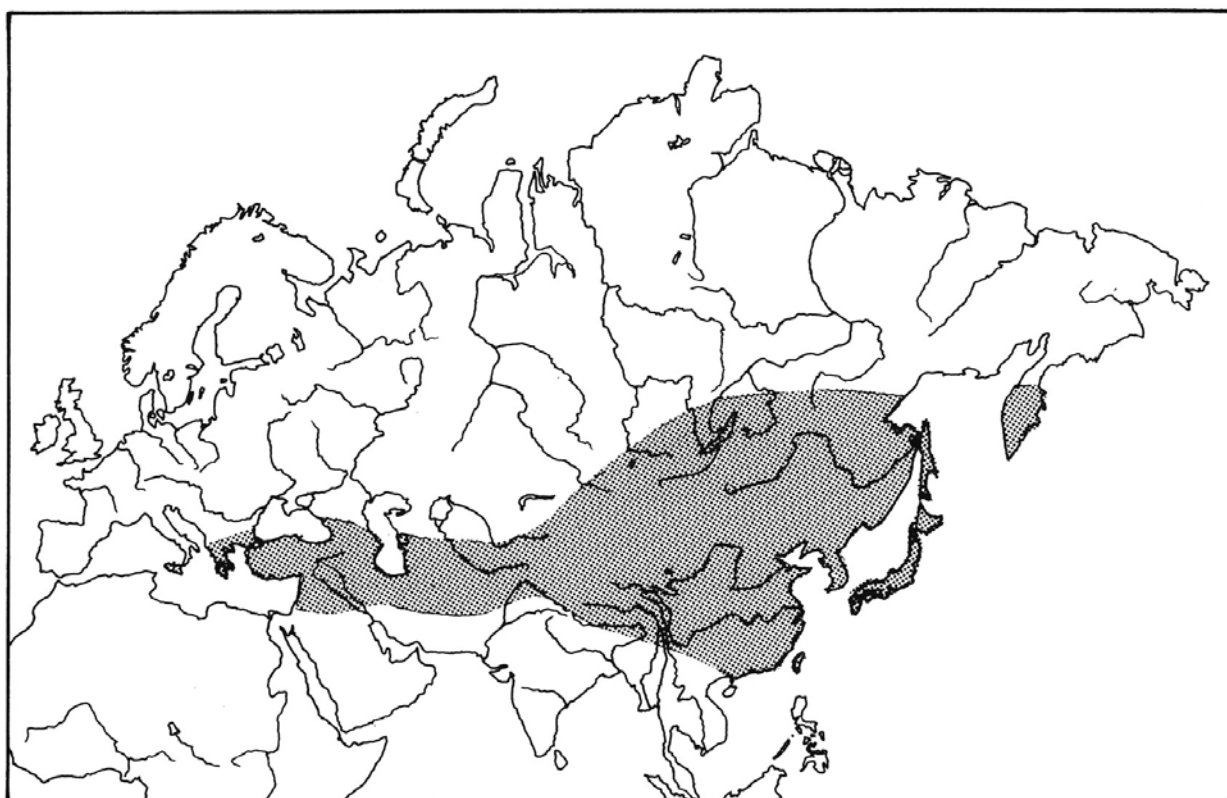


Рис. 1. Карта распространения StY-геномной группы рода *Elymus* согласно В.-Р. Лу и В. Саломон (1992).

Ареал StY-геномных видов приводим по наиболее подробным флористическим картам Сибири и российского Дальнего Востока.

Согласно флористическому районированию Сибири (Малышев, 1987) виды StY-геномной группы распространены в Западной Сибири: на территории Томской обл. (*E. gmelinii*), Новосибирской обл. (*E. gmelinii*), Кемеровской обл. (*E. gmelinii*), в Республике Алтай (= Горно-Алтайская автономная область) (*E. fedtschenkoi*, *E. gmelinii*, *E. nevskii*, *E. pendulinus*, *E. vernicosus*) и в Алтайском крае (= Барнаульский флористический район) (*E. gmelinii*); на территории Средней Сибири – в южной части Республики Хакасия (= Хакасская АО) и Верхнеенисейского флористического района (фл. р.) Красноярского края (*E. pendulinus*, *E. gmelinii*) и Республики Тыва (= Тувинская АССР) (*E. gmelinii*, *E. pendulinus*); в Восточной Сибири виды распространены в Ангаро-Саянском и в Приленско-Катаганском (в южной части) фл. р. Иркутской обл. (*E. gmelinii*), в Северо- и Южно-Бурятском (*E. pendulinus*) фл. р. Республики Бурятия (Бурятская АССР) (*E. gmelinii*); на территории Забайкальского края (= Читинская обл.) в Шилко-Аргуньском фл. р. (Даурия) (*E. gmelinii*, *E. pendulinus*) и Вилюйско-Верхнеленском фл. р. Республики Саха (Якутия) (= Якутская АССР) (*E. gmelinii*).

Согласно флористическому районированию российского (= Советского) Дальнего Востока (Харкевич, 1985) StY-геномные виды распространены в Даурском (*E. gmelinii*, *E. pendulinus*), Камчатском (*E. gmelinii*), Северо-Сахалинском (*E. gmelinii*), в Верхне-Зейском (*E. gmelinii*) и Нижне-Зейском (*E. gmelinii*, *E. pendulinus*) фл. р., Буреинском (*E. gmelinii*, *E. pendulinus*, *E. amurensis*), Амгунском (*E. gmelinii*), Уссурийском (*E. gmelinii*, *E. pendulinus*, *E. ciliaris*, *E. amurensis*), Южно-Сахалинском (*E. gmelinii*, *E. kurilensis*) и Южно-Курильском фл. р. (*E. kurilensis*).

Большинство видов *Elymus* часто занимают местообитания с повышенной степенью естественных сезонных сукцессий (высохшие русла или берега рек и ручьев), а также местообитания с сильным антропогенным воздействием и нарушенным экологическим равновесием (обочины дорог и троп, ж/д насыпи, границы лесопосадок и т.д.). Экологические условия обитания и общее

распространение видов представлены в табл. 4.

Таблица 4

Экология и общее распространение StY-геномных видов рода *Elymus*

Вид	Экология/ автор	Общее распространение/ автор
<i>E. fedtschenkoi</i> Tzvelev	Верхний горный пояс на субальпийских лугах, луговых склонах, заходит в долинные леса (Пешкова, 1990)	Средняя и Центральная Азия (Пешкова, 1990)
<i>E. nevskii</i> Tzvelev	В высокогорном поясе (выше 2000 м) по каменистым склонам и галечникам (Пешкова, 1990)	Средняя Азия (горы) (Пешкова, 1990)
<i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvelev	В горно-степном и лесостепном поясах на степных и суходольных лугах, лесных опушках, в сухих разреженных лесах, белоберезовых редколесьях, в лесном поясе – на открытых каменистых южных степных склонах; иногда разрастается на залежах (Пешкова, 1990; Пробатова, 1985)	Средняя, Центральная и Вост. Азия (Пешкова, 1990; Пробатова, 1985)
<i>E. pendulinus</i> (Nevski) Tzvelev	Долинные березово-еловые леса, пойменные заросли кустарников, сосновые боры, каменистые склоны под кустами ильма, под утесами и скалами (Пешкова, 1990; Пробатова, 1985), в дубняках, на лесных опушках, иногда на галечниках (Пробатова, 1985)	Вост. Азия: сев. часть Японии и Китая (Пешкова, 1990)
<i>E. brachypodioides</i> (Nevski) Peschkova	На каменистых склонах, скалах, лесных полянах, галечниках; до среднего горного пояса (Цвелев, Пробатова, 2010)	Вост. Азия: Монголия, сев. часть Японии и Китая (Цвелев, Пробатова, 2010)
<i>E. vernicosus</i> (Nevski ex Grub.) Tzvelev	На каменистых склонах, скалах, галечниках; до среднего горного пояса (Цвелев, Пробатова, 2010)	Центральная Азия (Цвелев, Пробатова, 2010)
<i>E. kurilensis</i> Probat.	На лесных опушках и полянах (Пробатова, 1985)	Япония (Пробатова, 1985)
<i>E. ciliaris</i> (Trin.) Tzvelev	На сухих лугах, среди кустарников, на щебнистых осыпях, галечниках у дорог (Пробатова, 1985)	Вост. Азия: Япония и Вост. Китай (Цвелев, Пробатова, 2010)
<i>E. amurensis</i> (Drobow) Czer.	В дубняках, на лесных полянах, среди кустарников, на открытых щебнистых склонах (Пробатова, 1985)	Вост. Азия: Япония и Сев.-Вост. Китай (Цвелев, Пробатова, 2010)
<i>E. praeruptus</i> Tzvelev	На каменистых склонах, скалах, лужайках, галечниках; в среднем и верхнем горных поясах (Цвелев, 1976)	Средняя Азия (Цвелев, 1976)

1.2.3. История рода *Roegneria* С. Koch

В истории становления современного рода *Elymus* немаловажная роль отведена роду *Roegneria* С. Koch. Поскольку по литературным данным указано, что род представлен видами, в том числе и StStYY геномной конституции (Baum et al., 1991), считаем необходимым привести полный исторический обзор рода *Roegneria*.

Род *Roegneria* впервые был выделен К. Кохом в 1848 году с единственным видом *R. caucasica* С. Koch. Далее, большинство видов, которые были описаны с 1852 до 1932 года в составе рода *Agropyron* Gaertner s.l. (Hitchcock, 1935; Bor, 1960), были перенесены С.А. Невским (1934) в род *Roegneria*. При обработке трибы *Triticeae*, С.А. Невский (1933, 1934, 1936), выявил отличия рода *Roegneria* от *Agropyron* и включил род *Goulardia* Husn. в состав рода *Roegneria*. Тогда же С.А. Невский (1933) поместил *Roegneria* и *Anthosachne* в подтрибу *Roegneriinae* Nevski. В 1934 году, была опубликована обширная обработка рода для территории СССР. В работе “Флора СССР” в род входило 40 видов (Невский, 1934). Далее объем рода *Roegneria* значительно расширился, большинство новых видов *Roegneria* были описаны и опубликованы Y. L. Keng (Keng, Chen, 1963; Keng, 1965). Однако большинство североамериканских ботаников не признавали *Roegneria* и продолжали относить виды *Roegneria* к роду *Agropyron* (Bowden, 1965).

Н.Н. Цвелев (1964) писал об этом следующим образом: “Вплоть до самого последнего времени этот род, как и род *Elytrigia* Desv., нередко объединяется с родом *Agropyron* Gaertn., хотя еще С. А. Невский показал существование достаточно глубоких различий между этими родами. Так, несмотря на большое внешнее сходство между видами родов *Roegneria* и *Elytrigia* (многие виды *Roegneria* иногда даже присоединялись к *E. repens* в качестве разновидностей или форм!), в настоящее время не вызывает никаких сомнений значительно большая близость *Roegneria* к роду *Elymus* L. (= *Clinelymus* Nevski), чем к роду *Elytrigia*, который в свою очередь показывает довольно близкое родство к роду *Leymus* Hochst. Поэтому, если *Roegneria* не признавать в качестве самостоятельного рода, то этот род должен быть объединен в первую очередь с

родом *Elymus*, а не с *Elytrigia* и *Agropyron*. Межвидовые гибриды в роде *Roegneria* встречаются довольно редко, что, вероятно, объясняется тем, что все или почти все виды этого рода являются факультативными самоопылителями. Этим же можно объяснить склонность *Roegneria* к образованию морфологически вполне стойких, часто узкоэндемичных рас, различающихся обычно лишь одним или немногими признаками, а нередко распространенных даже в одном и том же районе. Подобные расы нередко объединяются в качестве подвидов или разновидностей в более крупные политипические виды, границы между которыми, впрочем, остаются довольно расплывчатыми” (Цвелев, 1964, с. 231).

Немного позднее Н.Н. Цвелев (1976) и А. Melderis (1980) включили *Roegneria* в расширенный род *Elymus*, что также было поддержано многими авторами (Dewey, 1982; Löve, 1984; Clayton, Renvoize, 1986; Chen, 1997). А. Löve (1982, 1984) и D. Dewey (1984) предлагали рассматривать систему на основании исследования геномов, хотя их интерпретации несколько различались. А. Löve (1982) высказал идею о том, что каждой комбинации генома нужно дать родовой статус. А. Löve (1982, 1984) выявил, что геномная конституция *Elymus* (включая *Roegneria*) состоит из Н и S гапломов в различных комбинациях. D. Dewey (1984) указал, что у восточноазиатских видов есть Y гаплом вместо Н гаплома, и у одного вида есть Y гаплом в дополнение к Н и S гапломам.

В. Ваум с коллегами подробно исследовали *Roegneria* с целью зарегистрировать этот род как самостоятельный наряду с *Elymus*, *Elytrigia*, и *Agropyron* (Ваум et al., 1991). При этом понимание рода авторами несколько отличается от родовой концепции С.А. Невского (1933). В их публикации были выделены основные характерные для рода *Roegneria* морфологические признаки: отсутствие корневищ; слабо изогнутая и удлиненная ось колоса с длинными промежутками между уступами, на каждом уступе стержня расположен только один довольно сомкнутый колосок; колосок разъединяет симметричные колосковые чешуи; колосковые чешуи и нижние цветковые чешуи с сужающимися к верхушке жилками; верхняя цветковая чешуя обычно короче нижней; если они равны, то форма верхушки верхней цветковой чешуи тупая,

усеченная, или с небольшим вдавлением.

Данные признаки отчетливо показывают различия *Roegneria* от *Elytrigia* и *Agropyron*. Род *Agropyron* отличается от *Roegneria* плотным колосом с часто расположенными колосками, а *Elytrigia* – наличием длиннокорневищных растений и распадающейся при созревании осью колоса. При сравнении с родом *Elymus*, авторы предлагали поместить в *Roegneria* виды с одним колоском на уступе стержня; укороченной и закругленной, тупой и усеченной формой верхней цветковой чешуи и с более широкими колосковыми чешуями (с 3-9 (11) жилками, тогда как у *Elymus* встречаются виды, имеющие 1-5 жилок на колосковой чешуе). Помимо этого, авторами подробно рассмотрены морфологические признаки в доказательство обособления рода *Roegneria* (Baum et al., 1991).

Кроме того, В. Ваум признает важность цитогенетического критерия в основе родовой классификации. Соглашаясь с D. Dewey (1984), авторы подчеркивают, что согласно геномной системе классификации, в род *Roegneria* должны входить StStYY, StStStStYY и StStHHYY-геномные виды. Большинство видов рода, включая типовой вид *R. caucasica*, имеют геномную конституцию StStYY.

Согласно системе В. Ваум (Baum et al., 1991), при переносе видов из *Elymus* в род *Roegneria*, *Roegneria* будет содержать около 120 видов, тогда как в роде *Elymus* останется приблизительно 20-30 видов.

Таким образом, род *Roegneria* в разных трактовках был принят преимущественно китайскими и японскими авторами (Ohwi, 1941, 1942; Keng, 1959; Keng & Chen, 1963; Yang, 1980, 1987; Zhu et al., 1990; Zhu & Yang, 1990; Baum et al., 1991; Baum et al., 2008; Cai, 1994, 1996a, 1996b, 1997; Cai & Wang, 2001; Yen et al., 2005b и др.), но рассматривался в синонимике рода *Elymus* многими другими авторами (Цвелев, 1972, 1976; Пешкова, 1990; Melderis, 1980; Dewey, 1982; Löve, 1984; Clayton & Renvoize, 1986; Chen, 1997; Агафонов, 2007; Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010 и др.).

1.2.4. Гипотезы происхождения гаплома Y

Геномная система классификации оставляет за собой множество до сих пор нерешенных вопросов. Неизвестными оставались взаимоотношения диплоидных видов, несущих гапломы J и E, правильность определения геномной конституции некоторых видов трибы, а также происхождение некоторых гаплов. С 1984 г. многие исследователи пытаются выяснить вопрос о происхождении гаплома Y в роде *Elymus*, гаплома X у вида *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth et D. R. Dewey и гаплома Xm в *Leymus*.

У группы видов рода *Elymus* с наиболее характерной в Азии гапломной комбинацией StY, включающей более 75% азиатских тетраплоидов и почти все известные азиатские гексаплоиды – гаплом Y получен от неизвестного донора (Sun, Salomon, 2009). Разными авторами были применены многократные попытки для установления этого донора.

В поисках донора гаплома Y были проведены обширные исследования с привлечением гибридизации. В частности проведена гибридизация между диплоидными видами *Hordeum* и StY-геномными азиатскими видами *Elymus*. Триплоидные гибриды характеризовались крайне низким уровнем спаривания хромосом в M1, что является доказательством крайне низкой гомологии между гапломами H, St и Y и, соответственно, отсутствия гаплома H у этих видов *Elymus* (Lu, Bothmer, 1990).

На основании анализа хромосомного спаривания было показано низкое родство гаплов St и Y (Sakamoto, 1964; Lu, Bothmer, 1989). На филогенетическом древе, основанном на секвенировании ITS последовательностей все StY-геномные виды оказались помещены в St кладу и найден только один геномный тип ITS последовательности для каждого тетраплоидного StY-геномного вида *Elymus* (Liu et al., 2006). Основываясь на этих результатах, авторы предположили, что гапломы St и Y могут иметь одинаковое происхождение, и что аллополиплоидные StY-геномные виды могут иметь происхождение от автополиплоидных видов с геномом StSt, и те же самые геномы постепенно дифференцировались в пределах полиплоидных видов, что

привело в результате к современным аллополиплоидным *Elymus* (Lu, Liu, 2005; Liu et al., 2006). Анализ StY-геномных видов *Elymus*, основанный на изучении последовательности ДНК гена β -амилазы, выявил предполагаемую последовательность ДНК, характерную для гаплота Y (Mason-Gamer et al., 2005). Из полученных данных по RPB2 очевидно, что гаплом Y образует специфичную кладу, которая отличается от St клады. Так же есть сведения о том, что гаплом Y, содержащийся в диплоидных видах, имеет отличное происхождение от гаплота St (Sun et al., 2008; Sun, Komatsuda, 2010; Fan et al., 2012). В то же время были получены данные о том, что гаплогены St и Y могут иметь происхождение от общего предка. Гаплом Y является производным от гаплота St в процессе дивергенции одного из гаплогенов у автополиплоида с геномной формулой StStStSt (Lu, Liu, 2005; Liu et al., 2006; Okito et al., 2009; Zhang et al., 2009).

Было показано, что E_e и E_b гаплогены, содержащиеся в *Thinopyrum bessarabicum* (Savul. & Rayss) A. Löve и *Th. (Lophopyrum) elongatum* (Host) D. R. Dewey соответственно, имеют родственные связи с гапломом Y. Также гаплом Y родственен гаплогенам St и W (Zhang et al., 2009). Кроме того, существует предположение, что W и особенно Xp гаплогены (*Peridictyon sunctum* (Janka) O. Seberg, S. Frederiksen, & C. Baden), имеют происхождение от Y.

Вместе с тем, получены молекулярно-генетические данные, подтверждающие независимое происхождение St и Y гаплогенов, что позволяет рассматривать StY-геномные виды как аллополиплоиды (Sun, Salomon, 2009). Но на данный момент вопрос о происхождении гаплота Y все еще остается дискуссионным.

1.3. Комплексный подход в применении классических и современных методов систематики и таксономии

1.3.1. Биосистематический подход к изучению растений и их видовой принадлежности

Систематика растений фундаментально значима не только для исследований прикладного характера, но и для многих других общебиологических направлений. В частности, от уровня развития систематики косвенно зависит прогресс в сфере

рационального использования ресурсов растительного мира (Малышев, 1989). Проблема критериев таксона любого уровня и в первую очередь критериев вида остается актуальной как для эволюционной биологии в целом, так и в систематике живых организмов. В последнее время, вопрос правомерности выделения таксонов видового и подвидового рангов в ботанике становится особенно важным. Накопление множества данных, извлекаемых традиционными методами из гербарного материала, и размытость критериев вида ведут к разработке все более субъективных оценок диагностической значимости выявляемых признаков (Агафонов, 2004).

Несколько важных периодов прошли в систематике со времени создания таксономической системы К. Линнея (Розанова, 1946). В период “классической” таксономии проводилось обширное изучение гербарного материала, а собранный материал приводился в порядок на основе искусственно выбранных морфологических признаков. С развитием эволюционных идей, искусственная система, опиравшаяся главным образом на сравнительный морфологический анализ, сменилась попытками построения естественных систем на основе сравнительной морфологии и некоторых данных палеонтологии и эмбриологии. Также этот период характеризовался поисками филогенетических отношений между таксонами. Следующий период в развитии систематики растений обеспечивается детальными физиологическими, цитологическими, генетическими и биохимическими исследованиями. Он также включает в себя культивирование растений, где они могут быть представлены и протестированы в различных условиях и состояниях (Розанова, 1946). Это направление приобрело свой вид и заняло место в биологической науке под названием “биосистематика”. Наиболее существенным отличием этого периода от предыдущих является анализ характеристик живых растений. Другое важное отличие – переход на более высокий уровень, где значительно больший акцент делается на популяционные и экологические аспекты.

Биосистематическое направление возникло в 30–40-х годах XX века на стыке нескольких наук, как синтетическая, междисциплинарная наука, интегрально

сочетающая различные подходы к структуре и эволюции вида (Тахтаджян, 1970). Считается, что история биосистематики началась с работ зарубежных ученых Г. Турессона и Д. Клаузена, изучавших экологическую и генетическую дифференциацию вида. Новое направление, получившее название “генэкология”, позднее развилось в науку под названием “биосистематика” (Camp, Gilly, 1943). Новая наука включила в себя генэкологию и экспериментальную систематику (включая цитосистематику), биогеографию и популяционную генетику, используя данные этих дисциплин для комплексного анализа структуры вида. Развитие биосистематики было неразрывно связано именно с биологической концепцией вида. Это также являлось одной из причин отторжения идей биосистематики от решения проблем систематики растений, поскольку в рамках последней, как было неоднократно показано (Завадский, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973), предпочтение отдавалось морфологическим критериям.

Цели и задачи биосистематики как науки, были четко сформулированы А.Л. Тахтаджяном (1964, 1970). В своей работе автор обоснованно приводит необходимость изучения и использования всех доступных видовых критериев для изучения популяционной и таксономической структуры, происхождения и эволюции видов.

Согласно А.Л. Тахтаджяну (1970), биосистематические исследования требуют прежде всего: 1) сборов массового материала из многих местонахождений, для изучения изменчивости, и строгой документации этого материала – ваучерные экземпляры (*voucher specimens*) должны быть сданы для хранения в гербарий; 2) применения математических методов анализа и использования компьютерной техники; 3) полевого исследования: экологического изучения растений на месте, наблюдения биологии опыления, изменчивости и т. д., так и взятия проб, или выборок, из популяций, что является одним из важнейших этапов работы; 4) выращивания растений соответствующих выборок из различных популяций в стандартных условиях как в открытом грунте, так особенно в контролируемых камерах. Это дает возможность провести надежные сравнительно-морфологические, сравнительно-биохимические и физиологические исследования

материала, выращенного в совершенно одинаковых условиях; 5) разностороннего морфологического изучения репродуктивных и вегетативных органов с применением различных современных методов; 6) применения хемотаксономических и серологических методов, методов микромолекулярной хемотаксономии на популяционном уровне, а также методов электрофореза и определения последовательности аминокислот; 7) применения кариологических исследований растений из разных частей ареала данного таксона, что является интегральной частью работы, тесно связанной, в частности, с фитогеографическим аспектом; 8) изучения мейоза и поведения хромосом в мейозе, что дает возможность выявлять структурные изменения хромосом в природных популяциях, это очень важно для понимания микроэволюционных процессов; 9) изучения репродуктивной биологии: различных систем несовместимости, механизма и экологии опыления, биологии распространения плодов и семян, биологии прорастания семян, сравнительной репродуктивной способности разных популяций, а также апомиксиса, в частности эмбриологического исследования апомиктов; 10) метода искусственного скрещивания, как внутри-, так и межвидового, при этом, устанавливается степень фертильности и, следовательно, степень родства между изучаемыми популяциями, экотипами и видами. Очень важно также экспериментальное изучение и проверка имеющихся предположений об идущей в природе интрогрессивной гибридизации. Изучение поведения хромосом в мейозе у гибридов представляет особый интерес; 11) синтеза всех полученных данных, как результата исследований, на основании которого будут установлены экотипы, выяснена картина клинальной изменчивости, таксономическая структура вида, эволюционные взаимоотношения внутри вида и с другими видами.

По мнению А. Л. Тахтаджяна (1974): “Вид представляет собой важнейшую таксономическую категорию не только для систематики, но и для всей биологии вообще. Каждое растение, с которым имеет дело исследователь, должно быть определено с точностью до вида, а во многих случаях даже точнее. Не меньшая точность требуется при хозяйственном или медицинском использовании растений,

например, в лесном хозяйстве и при сборе лекарственных растений. К сожалению, вид, как, впрочем, и все другие таксономические категории, с трудом поддается сколько-нибудь точному логическому определению. Очень трудно, в частности, дать такое определение вида, которое одинаково хорошо подходило бы как к растениям, размножающимся половым путем, так и к растениям, размножающимся бесполом путем. В одном случае вид представляет собой систему популяций, а в другом случае он есть система клонов. Но в обоих случаях вид характеризуется некоторой целостностью и определенной биологической обособленностью от других видов. Целостность видов выражается в том, что входящие в их состав клоны или популяции связаны между собой переходами. Как бы ни была велика внутривидовая изменчивость, и как бы резко не различались крайние формы, при наличии достаточного материала всегда можно расположить представителей вида таким образом, что они составят непрерывный ряд форм. Обособленность же вида заключена в том, что даже группа близких видов представляет собой прерывистый, дискретный комплекс, где, как правило, нет переходных форм. Виды различаются также условиями их существования, а в случае видов, размножающихся половым путем, также барьерами изоляции, препятствующими скрещиванию. Поэтому если внутри такого вида скрещивания происходят обычно свободно, то между видами они обычно затруднены или полностью отсутствуют” (Тахтаджян, 1974, с. 49-50).

Биосистематический подход в систематике растений позволит всесторонне изучить вид, и полученные результаты могут дать основание для построения гипотез о прошлом распространении вида, путях его миграции и направлении эволюции (Тахтаджян, 1970). Назначением нового направления в биосистематике под названием таксономическая генетика должно стать специальное изучение структуры и взаимоотношений таксонов видового и подвидового рангов и подтверждение их статуса генетическими методами с акцентом на диагностические признаки (Кожевников, 1987; Агафонов, 2004; Agafonov et al., 2001).

1.3.2. Применение белковых маркеров в биосистематике

В последние десятилетия развитие молекулярных методов позволило

применять молекулярные маркеры для видоидентификации и филогенетических исследований (Матвеева и др., 2011). Данные методы способны эффективно дополнить классические подходы, основанные на морфологических и эколого-географических исследованиях. К термину “молекулярные маркеры” относятся как белки, так и нуклеиновые кислоты, но в последние годы этот термин применяют больше к ДНК и РНК, тогда как белки причисляют к маркерам биохимическим.

Техника электрофоретического разделения белков и ферментов в гелевых системах успешно используется при таксономическом анализе многими авторами, поскольку позволяет улавливать мутационные различия отдельных локусов (Корочкин и др., 1977). Межвидовые вариации в электрофоретической подвижности многих белков и ферментов характерны для любых видовых групп, в том числе и близкородственных видов-двойников (Hubby, Throckmorton, 1968).

Видоспецифичность некоторых белковых (изоферментных) систем связана с мономорфизмом генных локусов, кодирующих эти белки, что в свою очередь, обусловлено жизненно важными функциями, не допускающими мутационных замещений в подобных локусах, и отражает уникальные видовые свойства (Алтухов, Рычков, 1970).

Большинство белковых маркеров обладают внутривидовым полиморфизмом и их компонентный состав не зависит от внешних условий (Lee, Rolands, 1967; Созинов, 1985). Важнейшие качества, присутствующие у белковых маркеров играют значительную роль в биосистематических исследованиях. В частности, белковые маркеры позволяют: идентифицировать и маркировать биотипы, не имеющие морфологических различий; маркировать генетические системы (геномы, хромосомы и их фрагменты и пр.), ответственные за ценные биологические свойства и хозяйственные признаки; оценивать генетическую чистоту исходных родительских форм и выявлять генетическое расщепление признаков в гибридных поколениях.

Запасные белки эндосперма представляют собой полиморфную систему генетических маркеров, несущих информацию о видовой специфичности,

гетерогенности популяций, преимущественных формах размножения и о явлениях межвидовой интрогрессии. Основную массу белков эндосперма у злаков трибы *Triticeae* составляют проламины (спирторастворимые белки) и глютелины (белки, извлекаемые слабыми растворами щелочей). Функционально активные белки (ферменты, ингибиторы и т.д.) относятся, как правило, к легкорастворимым фракциям водорастворимых альбуминов и солерастворимых глобулинов и представлены в зерновках в относительно меньших количествах (Созинов, 1985). Электрофоретический анализ полипептидных спектров белков проламин-глютелинового комплекса много лет используется нами для изучения природных и экспериментальных популяций видов рода *Elymus* (Агафонов, Агафонова, 1992; Agafonov, Baum, 1998; Агафонов, Баум, 2000; Gerus, Agafonov, 2005; Агафонов, Герус, 2008; Герус, Агафонов, 2011). В основе метода лежит получение изолированного эндосперма из индивидуальных зерновок без примесей оболочки и зародыша. Эффективность этого метода обеспечивается не только высокой разрешающей способностью, но и доступностью анализируемого материала, так как белки зерновки сохраняют электрофоретические свойства длительный срок после потери всхожести семян.

1.3.3. Молекулярно-генетические аспекты как современный инструмент для классификации таксонов рода *Elymus*

Молекулярные методы генетического анализа, основанные на исследовании нуклеиновых кислот активно применяются многими исследователями, в том числе и в области систематики растений. С помощью молекулярно-генетического анализа систематики пытались прояснить взаимоотношения видов и родов, их филогенетические связи (Milligan et al., 1994; Wolfe, 2005 и др.). Основные молекулярно-генетические методы, используемые для изучения растений, показаны в табл. 5 (Хлесткина, 2011).

Таблица 5

Классификация ДНК маркеров и их сравнительные характеристики согласно Е.К. Хлесткиной (2011)

Классификация	Монолокусные маркеры (кодминантный тип наследования)	Мультилокусные маркеры (доминантный тип наследования)
	Классификация	
Методы, основанные на блот-гибридизации	RFLP (restriction fragment length polymorphism) – полиморфизм длины рестрикционных фрагментов (Botstein et al., 1980)	Минисателлиты (Jeffreys et al., 1985)
Методы, основанные на ПЦР	SSR (simple sequences repeats) – простые повторяющиеся последовательности (микросателлиты) (Tautz, Renz, 1984) STS (sequences tagged site) – последовательности, характеризующие локус (Olson et al., 1989) SCAR (sequence characterized amplified region) – последовательность, характеризующая амплифицированную область (Paran, Michelmore, 1993) SSCP (single strand conformation polymorphism) – полиморфизм конформации одноцепочечной ДНК (Orita et al., 1989) CAPS (cleaved amplified polymorphic sequences) – расщепленные амплифицированные полиморфные последовательности (Konieczny, Ausubel, 1993)	RAPD (random amplified polymorphic DNA) – случайно амплифицированная полиморфная ДНК (Welsh et al., 1990; Williams et al., 1990) ISSR (inter simple sequence repeats) – межмикросателлитные последовательности (Zietkiewicz et al., 1994) IRAP (inter-retrotransposon amplified polymorphism) – полиморфизм амплифицированных последовательностей между ретротранспозонами (Kalendar, Schulman, 2006) AFLP (amplified fragment length polymorphism) – полиморфизм длины амплифицированных фрагментов (Vos et al., 1995) SSAP (sequence-specific amplification polymorphism) – полиморфизм специфично амплифицированных последовательностей (Waugh et al., 1997)
Методы, основанные на применении ДНК-чипов	SNP (single nucleotide polymorphism) – однонуклеотидный полиморфизм (Wang et al., 1998)	DART (diversity array technology) – ДНК-чип технология для изучения разнообразия (Jaccoud et al., 2001)

Различные формы одного и того же маркера (нуклеотидные последовательности, отличающиеся по длине и/или по нуклеотидным заменам), расположенные в одинаковых участках (локусах) гомологичных хромосом являются аллелями маркерных локусов (здесь и далее согласно Хлесткиной, 2011). Если метод анализа маркера позволяет выявлять оба аллеля, тогда тип наследования данного маркера является кодоминантным, если выявляется только один аллель, тогда тип наследования – доминантный. Область применения монолокусных маркеров, имеющих кодоминантный тип наследования перекрывается с мультилокусными, наследующимися по доминантному типу. При этом применение монолокусных маркеров несколько шире, и охватывает: картирование генов, хромосом и геномов; маркирование генов; выделение нуклеотидных последовательностей генов; селекцию с помощью молекулярных маркеров; молекулярную паспортизацию сортов; диагностику заболеваний; исследование генетического разнообразия и филогенетические исследования. Тогда как мультилокусные маркеры используются для филогенетических исследований, картирования генов геномов (только AFLP, DArT), молекулярной паспортизации сортов и исследования генетического разнообразия (Хлесткина, 2011).

Для выяснения видовых взаимоотношений в роде *Elymus* были применены различные молекулярные маркеры. RFLP анализ был успешно применен для установления филогенетических взаимоотношений многих видов *Elymus* (Dubcovsky et al., 1992; 1997; Svitashv et al., 1996). AFLP метод применялся для изучения взаимоотношений видов внутри комплекса *E. dahuricus* Turcz. ex Griseb. (Савчкова и др., 2003). STS маркер, являясь Y-специфичным геномным маркером, был использован для подтверждения и выяснения происхождения гаплома Y в роде *Elymus* (Okito, 2008; Okito et al., 2009). RAPD, STS и SCAR маркеры были успешно использованы для подтверждения геномной конституции 11 видов *Elymus*, содержащих гапломы St, Y, H. Тогда как с помощью маркеров SRAP и ISSR были получены сведения об их филогенетических взаимоотношениях (Zhou et al., 2013).

ISSR-маркеры являются наиболее распространенными маркерами,

используемыми в настоящее время в филогенетических исследованиях (Zhang et al., 2002; Li et al., 2005). Т.В. Матвеевой и др. (2011) метод ISSR-маркирования был описан следующим образом: “ISSR маркеры были разработаны как альтернатива RAPD. Данный метод основан на амплификации последовательностей, ограниченных двумя микросателлитными повторами в присутствии праймера, комплементарного к последовательности данного микросателлита (4–12 единицам повтора) и несущие на одном из концов последовательность из двух-четырех произвольных нуклеотидов (так называемый “якорь”) (Zietkiewicz et al., 1994; Gupta et al., 1994; Bornet, Branchard, 2001). Такие праймеры позволяют амплифицировать фрагменты ДНК, которые находятся между двумя достаточно близко расположенными микросателлитными последовательностями (как правило, это уникальная ДНК). В результате амплифицируется большое число фрагментов, представленных на электрофореграмме дискретными полосами (ISSR-фингерпринтинг). Полученные паттерны ПЦР-продуктов в значительной степени видоспецифичны, кроме того, они значительно надежнее RAPD-маркеров (Zietkiewicz et al., 1994; Gupta et al., 1994; Prevost, Wilkinson, 1999; Боронникова, 2009). ISSR-маркеры относятся к маркерам доминантного типа наследования. Они дешевы в использовании, не требуют предварительных знаний о последовательности ДНК и вместе с тем дают более воспроизводимые результаты, чем RAPD-маркеры (Wolfe et al., 1998)” (Матвеева и др., 2011, с. 38-39).

В частности в роде *Elymus* многими зарубежными авторами был применен ISSR анализ (Ma et al., 2008; 2012; Zhou et al., 2013). Этот метод успешно применяется многими авторами совместно с другими молекулярно-генетическими методами для установления филогенетических отношений внутри других семейств, например ISSR-маркеры совместно с данными секвенирования ITS использовали для филогенетических исследований секции *Melanium* в пределах рода *Viola* (Yockteng et al., 2003). С этой же целью ISSR-маркеры совместно с сиквенсами различных последовательностей были использованы для семейств *Cycadaceae* и *Asphodelaceae* (Treutlein et al., 2003 a, b, 2005).

У злаков ISSR-маркеры вместе с IRAP и REMAP [Retrotransposone Microsatellite Amplified Polymorphism, полимеразная цепная реакция между праймером к фрагменту ретротранспозона с длинными концевыми повторами

(LTR, long terminal repeats) и праймером из рядом расположенного, простого микросателлитного повтора, ISSR-праймер (Kalendar et al., 1999; Kalendar, Schulman, 2006)] маркерами были успешно применены при исследовании взаимоотношений диплоидных видов рода *Triticum* в Иране (Faruji et al., 2013).

Многими авторами проводятся молекулярно-генетические исследования включающие в себя исследования нескольких маркеров одновременно или в сравнении друг с другом. Так, генетическая изменчивость некоторых видов *Elymus* была изучена RAPD методом в сравнении с микросателлитами, изозимами и RFLP (Sun et al., 1997; 1999; Svitashv et al., 1998). Уровни аллозимной, RAPD и микросателлитной (SSR) изменчивости были исследованы у *E. fibrosus* (Schrenk) Tzvelev из России и Финляндии (Sun et al., 1998a; Diaz et al., 2000). SSR методом совместно с AFLP и сиквенсами различных последовательностей (ITS, trnL-trnF, DMC1) был проведен анализ генетической изменчивости и филогенетических взаимоотношений гексаплоидных видов, содержащих гаплоты St, H, Y (Chen et al., 2013).

С целью выяснения происхождения Y гаплота и его филогенетических взаимоотношений с другими гаплотами были проведены множественные исследования основанные на секвенировании генов участков ITS1-5.8S-ITS2, генов RPB2, EF-G и β -амилазы (Mason-Gamer et al., 2005; Liu et al., 2006; Sun et al., 2008; Sun, Salomon, 2009; Zhang et al., 2009), а также филогенетический анализ последовательностей трех низкокопийных ядерных генов: фосфоенолпируват карбоксилазы, β -амилазы и гранул-связанной синтетазы I крахмала (GBSSI) (Mason-Gamer et al., 2010).

При накоплении данных молекулярно-генетических исследований создавались базы данных в виде информационных сайтов генетических банков, где исследователь может найти информацию об интересующей последовательности какого-либо гена и сравнить с собственными результатами. Так, при изучении морфологически схожих видов *E. sibiricus* и *E. canadensis* L. (североамериканский вид) использовали секвенирование последовательности 5S рибосомальной ДНК. Анализ полиморфизма последовательностей и статистический анализ AMOVA

показали, что виды являются самостоятельными (Baum et al., 2011). Эти результаты согласовались с данными по последовательностям *repC*, хранящихся в 8 генбанках.

В мировых генбанках по изучаемым нами видам *StY*-геномной группы *Elymus* хранится множество накопленной за последние десятилетия информации, полученной с привлечением различных молекулярно-генетических маркеров и секвенирования различных последовательностей, которая может быть использована, в том числе в целях систематики (Redinbaugh et al., 2000; Mason-Gamer et al., 2002, 2010; Baum et al., 2003; Liu et al., 2006; Sun et al., 2007; Sun, Komatsuda, 2010; Zeng et al., 2010; Liao et al., 2011; Luo X. et al., 2012 и др.).

1.3.4. Таксономические трудности видов *StY*-геномной группы

Как известно, основу изменчивости взрослых растений (исключаем изменчивость в онтогенезе) составляет межвидовая, а иногда и межродовая гибридизация (рекомбинация признаков и свойств организма), мутации наследственного материала и модификации растений под влиянием окружающей среды (Филипченко, 1926; Четвериков, 1926; Иогансен, 1933, 1935; Холден, 1935; Дарвин, 1939; Шмальгаузен, 1942; Астауров, 1959; Fisher, 1930; Вавилов, 1967а, 1967б; Лобашев, 1967; Тимофеев-Ресовский и др., 1969 и др.).

Основная сложность разграничения таксонов рода *Elymus* заключается в разногласиях систематиков относительно используемых для этого критериев (Цвелев, 1991; Barkworth, 1992, 2007). При использовании для систематики только морфологического и эколого-географического критериев, не принимая во внимание генетических основ наследования признаков, как основной причины их изменчивости, исследователи сталкиваются с обширным многообразием промежуточных и отклоняющихся форм, которые, ими описываются в качестве новых видов.

На сегодняшний день существует множество противоречий и открытых вопросов в таксономии рода *Elymus*. Самый большой род трибы *Triticeae* продолжает укрупняться путем описания новых видов. При этом

взаимоотношения между видами и их филогения остаются невыясненными не только внутри рода, но и внутри небольших близкородственных групп. Множество опубликованных гипотез о взаимоотношениях видов и их происхождении не подкреплено достоверными данными.

Подобные проблемы отмечены и в StY-геномной группе *Elymus*. Существует ряд предположений систематиков о видовых взаимоотношениях внутри группы.

Так, в публикации Н.Н. Цвелева, Н.С. Пробатовой (2010) авторами дан комментарий к описанию *E. amurensis*: “возможно, происходит от гибридизации *Elymus ciliaris* × *E. pendulinus*” (стр. 32). Однако, ранее Н.С. Пробатовой (1985) в примечании к описанию вида *E. ciliaris* было указано: “Мы относим к этому виду также немногочисленные (возможно, гибридные) экз. с волосистыми сверху пласт. л. (обычно у *E. ciliaris* пласт. л. голые), уклоняющиеся в этом отношении к *E. amurensis*. *E. amurensis* нередко присоединялся в качестве подвида к *E. ciliaris*, но мы считаем, что последний вид близок к *E. pendulinus*, в то время как *E. amurensis*, вероятно, более близок к *E. gmelinii*” (стр. 117).

Таким образом, из приведенных выше заключений следует, что *E. ciliaris* близок к *E. pendulinus*, и вероятно, от гибридизации этих видов произошел *E. amurensis*, который, тем не менее, более близок к *E. gmelinii*, чем к *E. ciliaris*. При этом следует признать, что до настоящего времени точные сведения о взаимоотношениях внутри и между парами видов *E. ciliaris* – *E. pendulinus* и *E. amurensis* – *E. gmelinii* практически отсутствовали.

В свою очередь, в примечании к описанию вида *E. gmelinii*, Н.С. Пробатовой (1985) было отмечено, что более раннее указание этого вида для о-вов Кунашир и Шикотан (Пробатова, 1974) следует относить к *E. kurilensis*, имеющего близкое родство с *E. pendulinus*. Позднее *E. kurilensis* был отнесен в синонимы к *E. pendulinus* (Цвелев, Пробатова, 2010). Таким образом, оказывается, что островной вид из *E. gmelinii* перекочевал в *E. pendulinus* через *E. kurilensis*, хотя между *E. gmelinii* и *E. pendulinus* существуют довольно большие различия. Вероятнее всего, этот конкретный образец изначально был ошибочно определен, как *E. gmelinii*.

При сочетании традиционного морфологического и эколого-географического анализа с методами гибридизации, биохимического, молекулярно-генетического анализа и др. становится возможным обоснованно прояснить таксономическую систему. Таким образом, только комплексный методический подход к исследованию способен разрешить некоторые противоречия при реконструкции филогенетических взаимоотношений “трудных” таксонов, с которыми неизбежно сталкиваются систематики всего мира.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Материалы

Материалом для исследований послужили коллекции ведущих гербариев России: Ботанического института им. В.Л. Комарова (г. Санкт-Петербург, LE), Биолого-почвенного института ДВО РАН (г. Владивосток, VLA), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск: NS, NSK), Алтайского государственного университета (г. Барнаул, ALTB), Томского государственного университета (г. Томск, ТК), Института общей и экспериментальной биологии (г. Улан-Удэ, UUH) и Бурятского государственного университета (г. Улан-Удэ, UUDE). В работе использовались около 1500 гербарных образцов и семена, собранные в Сибири и на Дальнем Востоке России лично автором, сотрудниками ЦСБС СО РАН и ИОЭБ СО РАН (г. Улан-Удэ), а также любезно предоставленные шведским ботаником Dr. B. Salomon (Swedish University of Agricultural Sciences, Dept. of Plant Breeding and Biotechnology, Alnarp, Sweden). В эксперименте изучено более 400 образцов разных видов.

Видовая принадлежность материала определялась и уточнялась согласно диагнозам Н.Н. Цвелева (1976), Н.С. Пробатовой (1985), Г.А. Пешковой (1990), а также по современным диагнозам Н.Н. Цвелева и Н.С. Пробатовой (2010).

Для обеспечения таксономической достоверности некоторых образцов переопределение видов было проведено после пересева их семян, и по достижении ими генеративного возрастного состояния.

Морфологические признаки изучаемых образцов уточнялись и регистрировались на живых особях, выращенных на открытых делянках интродукционной коллекции экспериментального участка ЦСБС СО РАН и в условиях климокамеры. Наблюдения велись и фиксировались в течение всего вегетационного периода.

Образец, популяция, микропопуляция.

Под термином “**образец**” нами понимается следующее:

1. Гербарный образец;
2. Семена, собранные с индивидуального растения в природных условиях (один образец = семена одного растения);
3. Живое растение, выращенное на открытых делянках и в условиях климокамеры;

Морфотипом названы конкретные растения с отличимым от других растений данной популяции габитусом и формой колосьев, выращенные из семян **образцов**, или собранные в природе. **Микропопуляцией** мы называем совокупность образцов из одного локального места сбора. Разграничение микропопуляций строилось на основе ландшафтного критерия.

Микропопуляции составляли **популяции** на основании эколого-географического критерия (Наумов, 1963). Плотность популяций состоит из суммарной оценки плотности всех микропопуляций, где оценка производится в градациях: отдельно встречающаяся особь, число особей в микропопуляции и трансекте. Точное местонахождение (географическая широта, долгота и высота над уровнем моря) образцов и популяций фиксировалось с помощью прибора GPS.

2.2. Сравнительно-морфологический анализ

Первичную и очень важную информацию о родстве таксонов на уровне вида и рода дает сравнительно-морфологический метод — метод систематики, основанный на данных сравнительной морфологии. При составлении морфологической характеристики растений использовали теоретические подходы (классификации) Т.А. Работнова (1950), Т.И. Серебряковой (1971), В.Н. Доброхотова и др. (2008).

В отношении особенностей побегообразования мы исходили из классификации Т.И. Серебряковой (1971). Определения некоторых используемых нами морфологических признаков семян злаков делались согласно определителю В.Н. Доброхотова и др. (2008).

Вследствие естественной изменчивости растений, автор столкнулся с признаками, не встречающимися ранее в литературных источниках. Для более точной характеристики переменных признаков и отклоняющихся форм растений различных видов рода *Elymus* были введены некоторые термины (различные формы ВЦЧ), а также разработана оценочная система типов опушения (по частоте расположения трихом) различных органов растения.

Оценку плотности расположения трихом на органах растения проводили по шестибальной шкале, составленной согласно методу Г.Н. Зайцева (1973):

0 – отсутствие трихом на исследуемой площади органа; 1 – единично присутствуют (отдельно стоящие трихомы); 2 – редко опушенные (трихомы рассеяны по поверхности); 3 – средне опушенные (трихомы покрывают около 50% поверхности); 4 – часто опушенные (трихомы покрывают более 50% поверхности); 5 – очень густо опушенные (трихомы покрывают 100%).

Типы **трихом**, встречающиеся у видов рода *Elymus*:

Шипики – жесткие, обычно слабо выступающие трихомы;

Щетинки – грубые/ длинные или короткие, резко заостренные к концу;

Волоски – мягкие/ длинные или короткие, постепенно заостряющиеся на конце;

Реснички – короткие, средние или длинные, в основном грубые волоски по краям НЦЧ, ВЦЧ и КЧ. Реснички влагалища листа представлены мягкими волосками разной длины. При отсутствии ресничек, края чешуй могут быть как абсолютно гладкими, так и с густо или редко расположенными шипиками.

Морфологические описания растений проводились по генеративным побегам на экспериментальном участке в фазу колошения – цветения. Морфологические признаки листа учитывались по листьям, расположенным непосредственно перед колосом (флаговым листьям), опушение влагалища листа учитывалось как на нижних листьях, так и на флаговых. Опушение соломины фиксировали на открытом участке соломины, под колосом. Для растений комплексов *E. ciliaris* и *E. pendulinus* описания проводились в условиях климокамеры на ювенильных и имматурных особях в прегенеративный (виргинильный) период развития,

который согласно классификации Т.А. Работнова (1950) длится от прорастания до первого цветения. На этих стадиях некоторые признаки видны наиболее отчетливо.

Остальные признаки регистрировались в лабораторных условиях и в Центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН. Морфологические признаки семян (НЦЧ, ВЦЧ, КЧ) и колосков, узлов стебля были изучены с помощью стереомикроскопа Carl Zeiss Stereo Discovery V4 (с программой Axio Vision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений). Фотографии НЦЧ и ВЦЧ выполнены при $\times 18$ – 20 увеличении, ЧКО – при увеличении $\times 40$. Для получения наиболее качественных изображений семена очищали от загрязнений полужесткой и мягкой кисточками. Для визуального анализа признаков и предварительной подготовки образцов были использованы бинокулярные лупы МС, МСП, Stemi-2000С.

Опушение листа оценивалось как визуально, так и при помощи снимков сканирующего электронного микроскопа Hitachi TM-1000 (Япония) при $\times 80$ – 250 увеличении, для публикации были выбраны снимки, полученные при $\times 150$ увеличении. Для изучения были взяты высушенные листья, которые далее размачивались на водяной бане (посредством насыщения парами, но без контакта с водой) в течение 12 часов.

2.3. Экстракция и электрофорез белков зерновки и гистона H1

Нами была использована методика выделения изолированного эндосперма и экстракции белков из отдельных зерновок многолетних злаков трибы *Triticeae* с массой эндосперма 0.1–1.0 мг (Агафонов, Агафонова, 1992).

Для качественного выделения эндосперма для экстракции, зерновки необходимо извлечь из цветочных чешуй и поместить в водяные камеры для размягчения эндосперма. Время размачивания зерновки 18–24 ч (в зависимости от вида растений) при температуре 20–30 °С. Повышение температуры (до 40 °С) способствует уменьшению времени размачивания. После этого с зерновок

удаляли избыток воды фильтровальной бумагой, препаровальной иглой отсекали зародыш и через отверстие в оболочке выдавливали полужидкий эндосперм, прокатывая с противоположного конца зерновки тонким стержнем из нержавеющей стали.

Для экстракции белков изолированный эндосперм помещали в пластиковую пробирку 1.5 мл (Eppendorf-1.5) с 10–20 мкл 3 % SDS-экстрагирующего буфера. Последний готовили смешиванием 4 мл буфера трис-HCl pH=6.8, 1 мл глицерина, 5 мл H₂O, 300 мг SDS и красителя бромфеноловый синий. Эндосперм гомогенизировали стержнем из нержавеющей стали, и термостатировали 12–18 ч в закрытой пробирке при комнатной температуре. По истечении времени осадок взмучивали тупой иглой и центрифугировали 5 мин. при 2000 g. Из супернатанта отбирали 5–10 мкл и смешивали с 20 % раствором 2-меркаптоэтанола (для варианта +Me) в SDS-экстрагирующем буфере в соотношении 2:1. Таким образом, из каждой отдельной зерновки получали два типа белкового экстракта — без обработки восстанавливающим агентом 2-меркаптоэтанол (вариант –Me) и с обработкой агентом (вариант +Me). Экстракты прогревали 1.5 мин. при 100°C на водяной бане.

Как известно, вариант +Me является более информативным, так как, помимо мономерных белков, на спектрах проявляются компоненты, соответствующие субъединицам полимерных белков — глютелинов и агрегированных проламинов (Агафонов, Баум, 2000; Kostina et al., 1998).

При выделении гистона H1 применялась методика С.М. Розова и др. (1986) с незначительной модификацией для анализа листьев многолетних злаков (Костина, Агафонов, 2002; Агафонов, Костина, 2003).

Ступенчатый электрофорез в SDS-системе проводили по методике Laemmli (1970) с модификациями для анализа многолетних пшеницевых злаков (Агафонов, Агафонова, 1992). Плотность гелей, т. е. процентное отношение суммы масс (суммарной массы) акриламида (AA) и N,N'-метиленабисакриламида (МБА) к объему их раствора (значение T) составляло: для разделяющего геля 10–

12 %, для концентрирующего геля 5–6 %. Процентное отношение массы МБА к общей массе АА и МБА (степень сшивки — значение С) составляло 2.53 %. Буфером разделяющего геля (БРГ) в этой системе служит 0.375 М Трис-(гидроксиметил)-аминометан, титруемый HCl до pH 8.9 и содержащий 0.1 % додецилсульфата натрия (SDS); буфер концентрирующего геля (БКГ) содержит 0.125 М Трис-HCl pH 6.8 и 0.1 % SDS. Верхним и нижним электродным буфером служит раствор, содержащий 0.025 М Трис, 0.192 М глицин и 0.1 % SDS.

Растворы мономеров разделяющего (РГ) и концентрирующего (КГ) гелей готовили непосредственно перед опытом путем смешивания: для РГ – 8 мл 30 % маточного р-ра и 16 мл БРГ (один к двум по объему) и для КГ – 1 мл маточного р-ра и 5 мл БКГ (1:5).

Разделяющий гель (24 мл) полимеризовали добавлением 150–200 мкл 10 % тетраметилэтилендиамина (TEMED) и 200–300 мкл 10 % раствора персульфата аммония — $(\text{NH}_4)_2\text{S}_2\text{O}_8$ (ПСА), концентрирующий (6 мл) — добавлением 70–90 мкл 10 % TEMED и 70–90 мкл 10 % ПСА. Для заливки геля использовали стеклянные блоки длиной 180 мм, шириной 120 мм и толщиной 1 мм. Время электрофореза запасных белков 2.5–3.0 часа, гистона H1 — 4–5 часов. Гели обрабатывали 20 мин. в фиксаторе, содержащем 15% уксусной кислоты (AcOH) и 30 % изопропанола, и окрашивали в два этапа красителем Coomassie Brilliant Blue (СВВ) R-250 как приведено ниже.

Режим фиксации, дифференцирования и окрашивания гелей:

1. 0.2 % СВВ в растворе, содержащем 15 % AcOH и 40 % этанол — 20 мин.;
2. Дифференцирование в 7 % AcOH — под визуальным контролем (от 20 мин. до нескольких часов);
3. Окрашивание 0.05 % СВВ в 10 % трихлоруксусной кислоте (ТХУ) — 15 часов;
4. Дифференцирование в 7 % AcOH, 10-минутное споласкивание в дистиллированной воде.

Гели фотографировали в проходящем свете с желтым фильтром.

В качестве стандарта величин молекулярных масс (кДа) и относительной электрофоретической подвижности (ОЭП) в опытах по анализу белков

эндосперма использовали чистолинейный образец *E. sibiricus* ALT-8401 горно-алтайского происхождения. Полипептидный состав спектра этого образца неоднократно сравнивался со стандартными наборами маркеров молекулярных масс. Для более точной идентификации каждого компонента применялось построение шкалы ОЭП, позволяющей сравнивать результаты разных опытов в единой системе отсчета.

2.4. Анализ полиморфизма межмикросателлитных повторяющихся последовательностей (ISSR, inter simple sequence repeats) ДНК

Тотальную ДНК выделяли из свежих, высушенных в силикагеле листьев или листьев высушенных в фильтровальной бумаге. Последний способ высушивания листьев показал наиболее хороший результат. Для комплекса видов *E. pendulinus* s.l. тотальную ДНК выделяли по модифицированному методу G.-L. Sun (Sun et al., 1997) и при помощи набора Nucleospin Plant II для остальных видов, с использованием стандартного протокола с некоторыми модификациями для рода *Elymus*. Набор Nucleospin Plant II состоит из фиолетовых и зеленых фильтров разной пропускной способности, пластиковых туб (2 мл), вмещающих фильтры, и набора реактивов: PL1, PL2, PL3 – лизисные буферы; PC – связывающий буфер; PW1, PW2 – очищающие буферы, PE – вымывающий буфер и РНКазы.

Согласно модифицированному протоколу выделения ДНК из растений, необходимо выполнить следующие этапы:

Подготовка

1. Измельчить 20 мг сухого материала и перенести в пластиковую пробирку 1.5 мл (Eppendorf-1.5). Добавить 500 мкл PL1 и аккуратно перемешать на Vortex. Добавить 10 мкл РНКазы и прогреть 20-30 мин. при 65°C

Фильтрация

2. Влить инкубат в тубу с фиолетовым фильтром, центрифугировать 4 мин. при 11000 оборотов в мин. (об./мин.), после чего фильтры утилизировать.

3. Супернатант без осадка перенести в новые Eppendorf-1.5 и добавить 450 мкл РС, для перемешивания перевернуть пробирку 5 раз.

4. Влить 700 мкл супернатанта в тубу с зеленым фильтром, центрифугировать 1 мин. при 11000 об./мин., после чего тубы с отфильтрованной жидкостью утилизировать.

Промывка № 1

5. Зеленые фильтры, с осажденной на их поверхность ДНК, вставить в чистые тубы. В центральную часть мембраны влить 400 мкл РW1, центрифугировать 1 мин. при 11000 об./мин., далее тубы с отфильтрованной жидкостью утилизировать.

Промывка № 2

6. Зеленые фильтры, с осажденной на их поверхность ДНК, вставить в чистые тубы. В центральную часть мембраны влить 700 мкл РW2, центрифугировать 1 мин. при 11000 об./мин., тубы с отфильтрованной жидкостью утилизировать.

Промывка №3

7. Зеленые фильтры, с осажденной на их поверхность ДНК, вставить в чистые тубы. В центральную часть мембраны влить 200 мкл РW2, центрифугировать 2 мин. при 11000 об./мин., после чего тубы с отфильтрованной жидкостью утилизировать.

Осаждение

8. Зеленые фильтры, с осажденной на их поверхность ДНК, вставить в новые Eppendorf-1.5. На мембрану влить 50 мкл РЕ (65°C), предварительно разогретого до 65°C, прогреть 5 мин. при 65°C. Для осаждения ДНК центрифугировать 1 мин. при 11000 об./мин.

9. На мембрану влить 50 мкл РЕ (65°C), прогреть 5 мин. при 65°C. Для осаждения ДНК центрифугировать 1 мин. при 11000 об./мин., после чего фильтры утилизировать. В пробирке Eppendorf-1.5 получаем 100 мкл раствора ДНК.

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в 25 мкл смеси, содержащей 1X ПЦР-буфер (Медиген, РФ), 0.2 mM каждого dNTP, 2.3 mM MgCl₂, 1.5 ед. Tag

ДНК-полимераза (Медиген, РФ), 0.8 μ M праймер, 2 мкл разбавленной 1:2 ДНК. Реакцию проводили в термоциклере С 1000 (BioRad) по следующей программе:

1. Первичная денатурация 2 мин. при 94°C;
2. Первичная денатурация 20 сек. при 95°C;
3. 45 циклов:
 - 1) Первичная денатурация при 94°C – 25 сек.;
 - 2) Отжиг праймеров при 39, 41, 42, 47 и 47, 51 и 51, 56°C – 45 сек. для праймеров М11, НВ14, НВ12, 17899В и М1, 814 и 844А, М2 соответственно;
 - 3) Элонгация при 72°C – 90 сек.;
4. Завершающая элонгация при 72°C – 7 мин.

Электрофоретическое разделение проводили в 1.5% агарозном геле, 1X TBE-буфере при напряжении 3В/см. Для флуоресцентной индикации ампликонов использовали краситель SYBR Green, характеризующийся значительно большей чувствительностью и безопасностью чем бромистый этидий. Для экономного расходования красителя ДНК окрашивали в буфере для нанесения (рН 7.5-8.0) с конечной концентрацией красителя 2X. Буфер с SYBR Green хранили в темноте (обернутый в фольгу). Для повышения эффективности окрашивания, выдерживали образцы в течение 10 минут перед нанесением на гель.

2.5. Статистический анализ

Для количественной оценки полиморфизма использованных молекулярных маркеров полученные данные были представлены в виде бинарной матрицы состояний признаков по наличию (1) и отсутствию (0) пептидных компонентов или ПЦР-фрагментов одинакового размера.

На основе электрофореграмм запасных белков эндосперма в графическом редакторе строили бинарную матрицу по присутствию (1) и отсутствию (0) компонента для каждого из изученных образцов. Построение дендрограмм выполнено по методу “полной связи” (Complete linkage) с использованием коэффициента “Manhattan distance”. Кластерный анализ проводили с помощью

программы STATISTICA (version 5.0 и 6.1).

Выделение индивидуальных белковых спектров (профилей) образцов из электрофореграммы для видов *E. ciliaris*, *E. pendulinus*, построение матрицы сходства и кластеризацию индивидуальных образцов двух видов из мест совместного произрастания были выполнены с использованием программы BioNumerics (The BioNumerics manual, 2004). Матрицу сходства рассчитывали с использованием различных мер: коэффициентов Жаккара (Jaccard), Дайса (Dice), Охאי (Ochiai) и “different bands” (The BioNumerics manual, 2004). По всем рассчитанным матрицам были построены соответствующие дендрограммы методом невзвешенного парно-группового кластерного анализа с арифметическим усреднением UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean). Поскольку они несколько различались, по ним была построена консенсусная дендрограмма, на которой совпадающие кластеры выделены жирными линиями, а несовпадающие обозначены пунктиром. Для проведения бутстреп-анализа достоверности дендрограммы по электрофореграмме была рассчитана числовая матрица с помощью программы BioNumerics присутствия-отсутствия фрагментов с идентичными значениями ОЭП для всех образцов, по ней построена дендрограмма методом UPGMA и определена её достоверность.

Для построения дендрограмм по распределению ISSR-маркеров применяли методы UPGMA и NJ (Neighbor-Joining – метод объединения соседних пар или ближайшего связывания) с использованием пакета программ TREECON (version 1.3b) (Peer, Wachter, 1994). Генетические дистанции рассчитывали по M. Nei, W.-Li (1979).

2.6. Гибридизация и оценка наследования морфологических признаков

Гибридизацию проводили на растениях, различающихся рядом морфологических признаков, выращенных из семян дикорастущих экземпляров, собранных в разных точках ареала.

Родительские биотипы для гибридизации выращивали на открытом участке

или в климокамере ЦСБС, в качестве искусственного грунта использовали смесь торфа, садовой земли и песка в примерном соотношении 1:1:1. Период освещения в климокамере составлял 16 час./сутки и обеспечивался лампами марки ДРЛ и ДРФ мощностью 1 кВт.

Гибридизацию растений проводили по разработанной экспресс-методике (Агафонов, 2004). Одним из преимуществ этой методики является стимуляция естественного раскрытия цветков и одновременное удаление еще не лопнувших пыльников. Применение данной методики при достаточной отработке дает более надежные результаты, поскольку не требует предварительной эмаскуляции нежных незрелых цветков и ведет к повышению эффективности гибридизации.

Гибридность особей F_1 определяли по морфологическим маркерам предполагаемого гибрида в тех гибридных комбинациях, когда отцовское растение обладало яркими доминантными признаками (признаком).

Семенную фертильность (СФ) растений определяли как отношение выполненных зерновок к общему числу цветков в колосе. При этом снимались показатели не менее чем с трех хорошо развитых колосьев, из которых учитывалось наивысшее значение СФ. Уровни половой (репродуктивной) совместимости генотипов (Cs) определяли согласно А.В. Агафонову (1997), Agafonov & Salomon (2002).

Оценку наследования морфологических признаков проводили на выборках растений F_2 , выращенных на открытом коллекционном участке ЦСБС; наблюдаемое расщепление по фенотипам проверяли по критерию χ^2 (хи-квадрат) (Лобашев, 1967) на соответствие типу наследования по законам Менделя (моногенному или дигенному).

Критерий соответствия (ХИ-квадрат, χ^2) — биометрический показатель, характеризующий степень соответствия между эмпирически полученным рядом данных и теоретически ожидаемым рядом. χ^2 определяется по формуле:

$$\chi^2 = \sum (p-q)^2 / q , \quad \text{где: } p - \text{ фактически наблюдаемые величины;}$$

$$q - \text{ теоретически ожидаемые величины;}$$

$$\sum - \text{ суммирование по всем сериям экспериментов}$$

Критерий соответствия (χ^2) широко используется для определения меры соответствия фактически полученного расщепления в эксперименте со скрещиванием с теоретической формулой расщепления при предполагаемом типе взаимодействия генов. При данном числе степеней свободы (df) чем меньше рассчитанный χ^2 табличного значения χ^2 для уровня вероятности 0.05 (чем ближе χ^2 приближается к 0), тем в большей степени фактическое расщепление соответствует теоретической формуле. Если рассчитанный χ^2 больше табличного значения χ^2 для уровня вероятности 0.05 (при данном df), фактически полученное расщепление не соответствует теоретически ожидаемому (Лобашев, 1967). Табличные значения χ^2 для различного числа степеней свободы и при заданных значениях вероятности были использованы согласно М.Е. Лобашеву (1967).

Расчет значений χ^2 был произведен автоматически при помощи интернет-ресурса: <http://www.genetics.timacad.ru/X.htm>, который расположен на сайте кафедры генетики МСХА (<http://www.genetics.timacad.ru/index.htm>) в открытом доступе.

ГЛАВА 3. ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ВИДАМИ StY-ГЕНОМНОЙ ГРУППЫ ПОДСЕКЦИИ *CURVATI* РОДА *ELYMUS* НА ТЕРРИТОРИИ АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Подсекция 1. *Curvati* (Nevski) Tzvel. 2008, Бот. журн. 93, 10: 1588. - *Roegneria* ser. *Citrivatae* Nevski, 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2: 47. Тип: *E. fedtschenkoi* Tzvel. (Цвелев, Пробатова, 2010). В нее входят виды с геномом StY: *E. fedtschenkoi* Tzvelev, *E. nevskii* Tzvelev и *E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvelev.

3.1. Взаимоотношения центрально-азиатских видов *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii* и *E. praeruptus*

В Центральной Азии распространена небольшая, но морфологически отличимая группа видов рода *Elymus* L., произрастающих на открытых склонах или у границ лесных фрагментов горных хребтов. Эти виды обладают сходными морфологическими признаками, подтверждающими их близкое родство. Колосья *E. fedtschenkoi* Tzvelev, *E. nevskii* Tzvelev и *E. praeruptus* Tzvelev обычно плотные и однобокие, часто колоски визуально расцениваются сдвоенными из-за того, что каждый второй промежуток между уступами резко укорочен (рис. 2).



Рис. 2. Диагностический признак длины остей НЦЧ у образца *E. fedtschenkoi* KSA-0935 (слева) и *E. nevskii* KSA-0938 (справа).

Все таксоны этой группы тетраплоиды ($2n = 28$) с геномом StY. Виды, относящиеся к этой группе, были изучены в порядке морфологической ревизии (Salomon, 1994), тем не менее, сведения о границах видов и их филогенетических отношениях еще неполные.

3.1.1. Номенклатура и синонимика

E. nevskii Tzvelev был описан В.П. Дробовым в 1923 году в составе рода *Agropyron* Gaertn. как *A. ugamicum* Drob. с Западного Тянь-Шаня (р. Угам близ Ташкента). Позднее С.А. Невский (1932), при подробном рассмотрении гербарного материала *A. ugamicum* находит его соответствие с *A. dentatum* Hook. f. и включает эти виды вместе с некоторыми другими в группу *Subsecundae* Nevski. Позже С.А. Невский (1934) перевел *A. ugamicum* в род *Roegneria* С. Koch. В.П. Дробов в 1941 году перенес *R. ugamica* (Drob.) Nevski в описанный им род *Semiostachys* Drob. Позднее Н.Н. Цвелев (1970) при переводе вида *S. ugamica* (Drob.) Drob. в род *Elymus* L. привел вид за новым названием *E. nevskii* Tzvelev, поскольку номенклатурная комбинация *E. ugamicus* Drob. уже существовала. При этом Н.Н. Цвелев предположил, что *E. nevskii* очень близок к распространенному в западных Гималаях виду *E. dentatus* (Hook f.) Tzvelev, и, возможно, является подвидом этого вида (Цвелев, 1970). Далее Н.Н. Цвелев (1973, 1976) свел *E. nevskii* в ранг подвида *E. dentatus* subsp. *ugamicus* (Drob.) Tzvelev, но во “Флоре Сибири” (Пешкова, 1990) вид *E. nevskii* был восстановлен. В недавней публикации самостоятельность вида была поддержана (Цвелев, Пробатова, 2010). Два вида *E. nevskii* и *E. dentatus* сходны между собой наличием плотных и однобоких колосьев и НЦЧ с широкими пленчатыми краями. Однако, согласно предположению о том, что форма ВЦЧ отражает тип геномной конституции (Salomon, Lu, 1992), *E. nevskii* имеет морфологические особенности ВЦЧ, типичные для видов StY-геномной группы, тогда как *E. dentatus* является типичным StH-геномным видом, и эти два вида не могут принадлежать даже к общей секции. Следовательно, *E. nevskii* морфологически и генетически отличается от *E. dentatus*, а внешнее сходство, вероятно, объясняется факторами конвергенции. По нашему мнению *E. dentatus* subsp. *dentatus* более подобен представителям комплекса *E. transbaicalensis*, но это предположение должно быть критически исследовано.

E. fedtschenkoii широко распространен от Западного Памира до Гималаев, в горах Джунгарии, Тянь-Шане, Монгольском Алтае. На территории России найден

в Республике Алтай. Он обитает на открытых каменистых склонах до верхнего горного пояса на высотах от 2000 м над ур. м. Подробное изучение *E. fedtschenkoi* указывает на его родство с *E. praeruptus*, предполагаемое на основании морфологического сходства и совместного произрастания этих видов. В 1925 году В.П. Дробов описал вид *A. macrolepis* Drob. (Drobov, 1925). Но позднее С.А. Невский (1932) счел этот вид сборным и разделил его на два: *A. curvatum* Nevski и *A. interruptum* Nevski. Эти виды различались между собой опушением листа, размерами колосковых чешуй, наличием сизоватого налета на НЦЧ. Далее оба вида были переведены С.А. Невским (1934) в род *Roegneria* С. Koch. В.П. Дробов в 1941 г. перенес *R. interrupta* (Nevski) Nevski в род *Semeiostachys*. Н.Н. Цвелев (1968) восстановил видовое название “*macrolepis*”, но уже для рода *Elymus* L., оставив за *R. curvata* (Nevski) Nevski старое название *E. macrolepis* (Drob.) Tzvelev. Позже *Semeiostachys interrupta*(Nevski) Drob. был восстановлен Н.Н. Цвелевым (1972б) в роде *Elymus* под новым названием *E. praeruptus* Tzvelev, тогда как *E. macrolepis* стал называться *E. fedtschenkoi* (Цвелев, 1973).

3.1.2. Морфологическая дифференциация

Главным диагностическим признаком для разделения *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* является длина остей НЦЧ — 10–25мм и 2–7мм соответственно. Геномная конституция *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* (StStYY) была определена цитогенетически (Liu, Dewey, 1983; Salomon, 1993). Эти данные согласуются с наличием морфологического признака закругленных ВЦЧ, который согласно мнению В. Salomon и В.-R. Lu (1992), характерен для видов StY-геномной группы.

Нами был подробно изучен материал *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii* и *E. praeruptus* из горных хребтов Алтая (России, Казахстана и Китая), Тянь-Шаня (Киргизстана и Таджикистана), Гиссаро-Алая (Таджикистана) (рис. 3) и Гиндукуша (Пакистана).

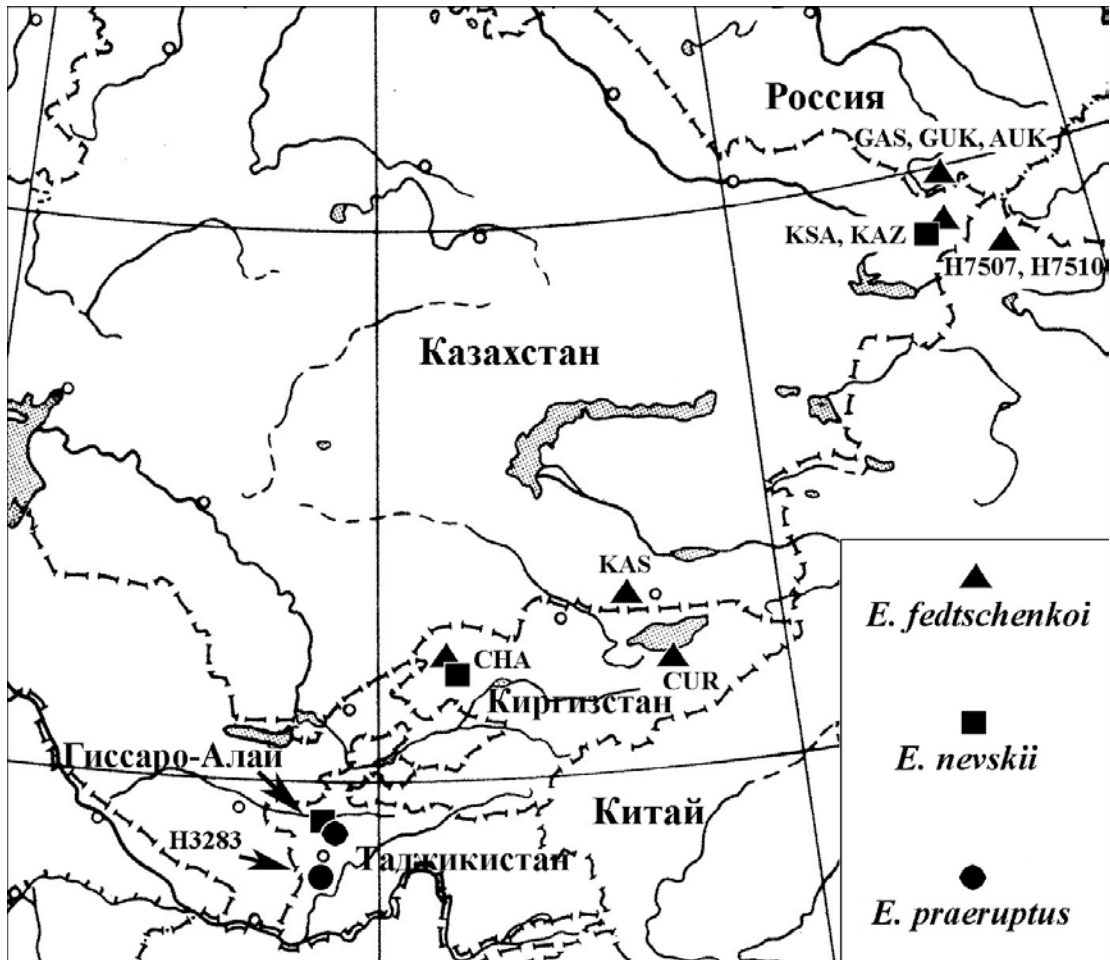


Рис. 3. Карта мест сбора образцов *Elymus nevskii*, *E. fedtschenkoi* и *E. praeruptus*.

Наиболее точные местонахождения образцов из природных популяций, изученных в эксперименте, представлены в табл. 6.

Таблица 6

Местонахождение образцов* из природных популяций *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii*, *E. praeruptus*, реперных видов *E. macrochaetus*, *E. tianshanigenus*, *E. abolinii* и неидентифицированных образцов, взятых в сравнительный ISSR-анализ

Код образца	Местонахождение и автор сбора
1	2
<i>E. fedtschenkoi</i>	
AUK-9819	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, пл. Укок, alt. 2280 м, N 49° 31' E 89° 02' (ALTB, № 3469, Р. Камелин, А. Шмаков)
AUK-9856	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, пл. Укок, alt. 2120 м, N 49° 34.20' E 87° 57.80' (А. Агафонов)
GAS-8844	Респ. Алтай, Усть-Коксинский р-н, хр. Катунский, дол. р. Сакал (И. Артемов)

Продолжение таблицы 6

1	2
GUK-9812	Респ. Алтай, Усть-Коксинский р-н, хр. Катунский, дол. р. Катунь у устья р. Турген, каменистая разнотравно-злаково-осоковая степь по скалам, alt. 1750 м, N 49°38' E 86°15' (И. Артемов)
GUK-8715	Респ. Алтай, Усть-Коксинский р-н, хр. Катунский, дол. р. Сакал (NS, №1580, 1987 г. Собр. И. Артемов)
H7507	КНР, пров. Xinjiang, Китайский Алтай, окр. пос. Набахе, лесной склон, alt. 1350 м (Yang, 1986.09.04)
CHA-8745 (H3523)	Киргизия, хр. Чандалаш, окр. пос. Ортотерек, дол. р. Чаткал, alt. 2890 м N 42° 3.493' E 71° 29.753' (А. Агафонов, О. Агафонова)
CUR-8846	Киргизстан, хр. Терскей-Алатоо, горы Курбу, окр. пос. Каджи-Сай, alt. 2300 м N 42°7.20' E 77°10.18' (А. Агафонов, О. Агафонова)
H4119	Пакистан, хр. Гиндукуш, Swat District, луг на восточной стороне трассы Mahodand Rd, alt. 3280 м
KAS-8545 KAS-8551	Казахстан, хр. Заилийский Алатау, окр. пос. Каскелен, alt. 2430 м N 43°1.03' E 76°32.82' (А. Агафонов, О. Агафонова)
KSA-0934	Казахстан, хр. Южный Алтай, зап. макросклон, alt. 1719 м N 49°04.864' E 86°04.334' (Д. Герус)
KSA-0935 KSA-0936	Казахстан, хр. Южный Алтай, зап. макросклон, alt. 1791 м N 49°05.077' E 86°04.483' (Д. Герус)
KAZ-0105 KAZ-0107	Казахстан, хр. Южный Алтай, пер. Алаатайский, alt. 1617 м N 48°56.50' E 86°4.49' (Е. Костина)
CXI-1014	Китайский Алтай
H7510	КНР, пров. Xinjiang, Китайский Алтай, лесной склон, alt. 1350 м (Yang, 1986.09.04)
<i>E. nevskii</i>	
H10213	Таджикистан, Гиссарский хр., бер. малого ручья, alt. 2950 м (B. Salomon, B.-R. Lu, 1991.08.29)
H10215	Таджикистан, Гиссарский хр., бер. большого ручья, alt. 3000 м (B. Salomon, B.-R. Lu, 1991.08.29)
H10216	Таджикистан, Гиссарский хр., южнее пер. Анзоб, alt. 3050 м (B. Salomon, B.-R. Lu, 1991.08.30)
H10223	Таджикистан, Гиссарский хр., севернее пер. Анзоб, alt. 2550 м (B. Salomon, B.-R. Lu, 1991.08.30)
H10271 H10278	Таджикистан, Зеравшанский хр., Маргузор, 7-е озеро, alt. 2400–2800 м (B. Salomon, B.-R. Lu, 1991.09.05)
H10293 H10295 H10295a	Таджикистан, Гиссарский хр., пер. Устюр ("Верблюжья шея"), alt. 2700–3100 м (B. Salomon, B.-R. Lu, 1991.09.08)
CHA-8764 (H3522)	Киргизстан, хр. Чандалаш, окр. пос. Ортотерек, alt. 2600 м N 42°3.32' E 71°28.27' (А. Агафонов, О. Агафонова)
KSA-0938	Казахстан, хр. Южный Алтай, зап. макросклон, alt. 1791 м N 49°05.077' E 86°04.483' (Д. Герус)
KAZ-0103 KAZ-0108	Казахстан, хр. Южный Алтай, пер. Алаатайский, alt. 1617 м N 48°56.50' E 86°4.49' (Е. Костина)

Продолжение таблицы 6

1	2
<i>E. praeruptus</i>	
H10219	Таджикистан, Гиссарский хр., пер. Анзоб, alt. 3370 м (B. Salomon, B.-R. Lu, 1991.08.30)
H10285	Таджикистан, Туркестанский хр., пер. Сахристан, alt. 3400 м (B. Salomon, B.-R. Lu, 1991.09.07)
H3283	Таджикистан, Ботанический сад г. Душанбе (D. R. Dewey, 1988)
H10218	Таджикистан, Гиссарский хр., севернее пер. Анзоб, alt. 2550 м
H10251	Таджикистан, Гиссарский хр., юго-зап. оз. Искандер-куль, alt. 2600 м
H10287	Таджикистан, Туркестанский хр., южный макросклон, трасса М34, 1900 м
<i>E. macrochaetus</i>	
H10208	Таджикистан, Гиссарский хр., восточнее пос. Ziddi, Hazora, alt. 2500 м
H10303	Таджикистан, Гиссарский хр., выше пос. Choga-obigarm, alt. 2050 м
<i>E. tianshanigenus</i>	
H10275	Таджикистан, Зеравшанский хр., Маргузор, 7-е озеро, вост. склон долины, alt. 2400–2800 м (B. Salomon, B.-R. Lu, 1991.09.05)
<i>E. abolinii</i>	
CXI-1006	Китай, пров. Синьцзянь, Китайский Алтай, лиственничный лес по реке выше города Altai; alt. 1438 м N 47°58.857' E 88°13.518' (Н. Бадмаева)
CXI-1007	Китай, пров. Синьцзянь, Китайский Алтай, остепненный луг в 50 м от грунтовой дороги, alt. 1572 м N 46°56.819' E 90°15.469' (Н. Бадмаева)
<i>Неидентифицированные образцы</i>	
TUV-9697	Респ. Тыва, Тоджинский р-н, заповедник Азас, кордон Илги-Чул, alt. 1000 м (Д. Шауло)
AUK-0650 (H10939)	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, дорога от пл. Укок, alt. 2438 м; N 49°30.418' E 88°05.012' (А. Агафонов, B. Salomon)
GUK-1009	Респ. Алтай, Усть-Коксинский р-н, гора Красная, alt. 2028 м, N 50°4.495' E 85°13.073' (Д. Никонова)

* Номерные образцы с буквенными обозначением Н получены от шведского ботаника B. Salomon, PhD, Assoc. Prof., Sr. Lecturer in Taxonomic Botany Swedish University of Agricultural Sciences (SLU) Dept. of Plant Breeding P.O.Box 101 SE-23053 Alnarp, Sweden

Ранее было высказано предположение, что существуют короткоостые формы *E. fedtschenkoi*, которые очень трудно отличить от особей *E. nevskii* (Salomon, 1994). Более того, коллекционные образцы, определенные как "*E. nevskii*", могут представлять собой образцы нетипичного *E. nevskii*, безостые формы *E. fedtschenkoi*, безостые экземпляры *E. abolinii* с более плотными колосьями с широкими пленчатыми колосковыми чешуями, а также смесь возможных межвидовых гибридов. Однако, эти отклоняющиеся формы вполне отличимы от экземпляров *E. nevskii* s. str. наличием больших колосьев и более заостренных КЧ

с более узкими пленчатыми краями. По данным В. Salomon, искусственный гибрид между остистым *E. fedtschenkoii* и типичным *E. nevskii* из Таджикистана был полностью стерилен и имел закрытые пыльники, подтверждающие обособленность видов. Однако, частота хромосомного спаривания в метафазе I в материнских клетках пыльцы у гибрида *E. fedtschenkoii* × *E. nevskii* была очень высока и составляла 27.10 хиазм на клетку. Среднее значение числа бивалентов было только 13.04 на клетку из-за высокой частоты клеток, содержащих закрытые квадрилваленты (Salomon, 1993). Очевидно, что геномы *E. fedtschenkoii* и *E. nevskii* очень близко связаны, но отличаются по структуре хромосомы, несущей транслокацию. Можно предположить, что *E. nevskii* несет аллель, контролирующей признак резко укороченных остей НЦЧ, а по всем другим генетическим характеристикам соответствует *E. fedtschenkoii*, то есть, может представлять собой короткоостую разновидность последнего.

Дальнейшие скрещивания, включая различные популяции, необходимы, чтобы установить детальные отношения между *E. fedtschenkoii* и *E. nevskii*. Особенно важно изучить популяции с совместным произрастанием видов, чтобы найти промежуточные экземпляры, которые могли указать, что между двумя видами в природе могут протекать интрогрессивные или даже прямые рекомбинационные процессы. Также необходимо изучение внутривидовой изменчивости у широко распространенного *E. fedtschenkoii* на территории всего ареала.

Есть основания полагать, что популяции из северного Тянь-Шаня и Алтайских гор морфологически отличаются от популяций в Памиро-Алае и Пакистане, и даже возможно, что разные географические расы двух видов могут иметь парафилетическое происхождение по отношению друг к другу или к другим видам StY-геномной группы (Salomon, 1994). По нашим наблюдениям, памиро-алайские биотипы имеют морфометрические особенности, отличающие их от более крупных особей из Тянь-Шаня. Фрагменты цветущих колосьев растений *E. abolinii*, *E. fedtschenkoii*, *E. nevskii* и *E. praeruptus*, выращенных на экспозиционном участке ЦСБС СО РАН в 2013 г. показаны на рис. 4.

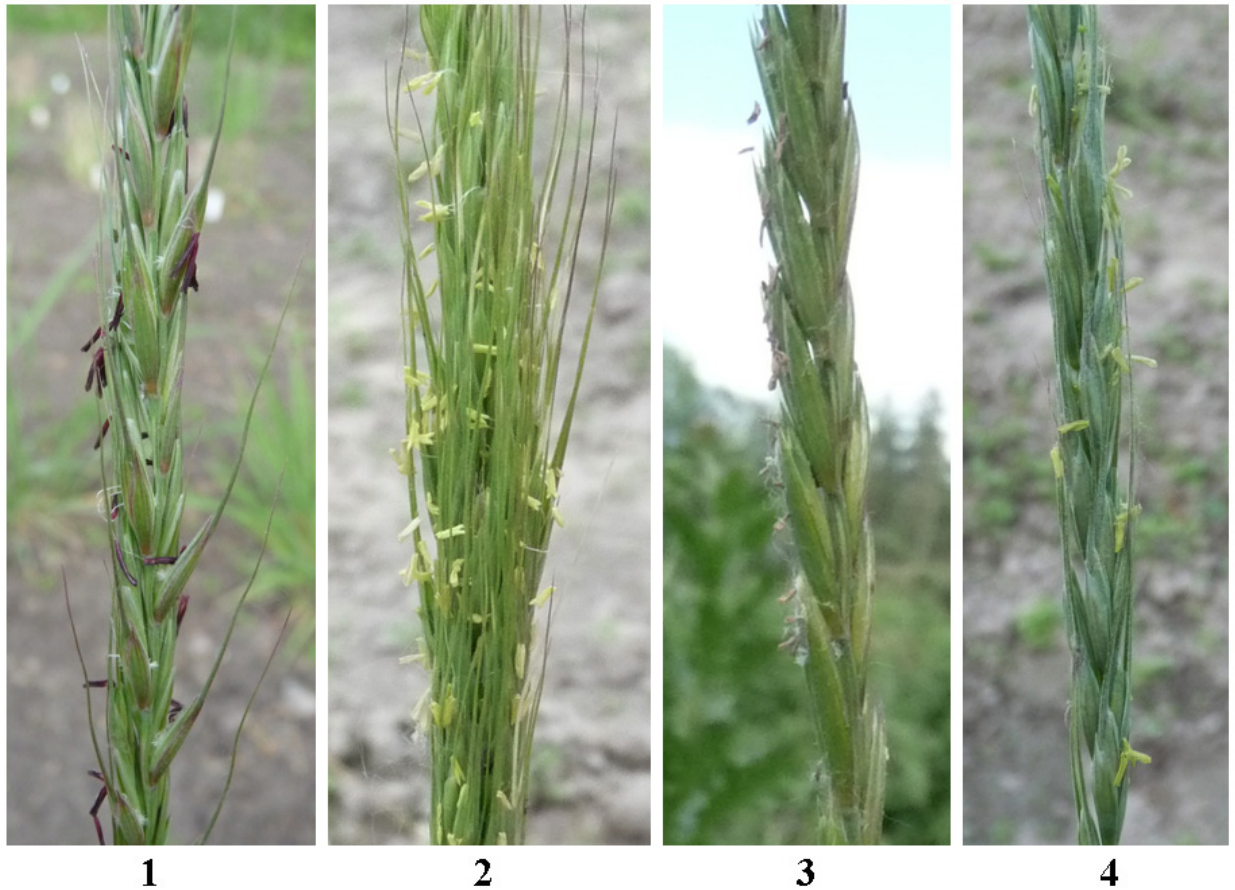


Рис. 4. Фрагменты цветущих колосьев: **1.** *E. abolinii* CXI-1007; **2.** *E. fedtschenkoi* H7510; **3.** *E. nevskii* H10295; **4.** *E. praeruptus* H10285. Коллекционный участок ЦСБС СО РАН, 2013 г.

С.А. Невский (1934) поместил *E. fedtschenkoi* вместе с *E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvelev в ряд *Curvatae* Nevski. Для этих видов характерны более или менее односторонние и часто фиолетовые колосья, большие колосковые чешуи, и длинная и загнутая ость НЦЧ. Однако, фиолетовый цвет колосьев и длинные и загнутые ости являются признаками, найденными у многих видов рода. Кроме того, более детальное изучение колосковых чешуй (КЧ) показывает, что они структурно различны. КЧ у *E. fedtschenkoi* являются широко ланцетовидными с широкими плёнчатыми краями к верхушке, тогда как КЧ у *E. gmelinii* являются узко ланцетовидными без или с узкими пленчатыми краями и не расширяющимися к верхушке. Исходя из этих различий было сделано заключение, что *E. fedtschenkoi* не является близкородственным с *E. gmelinii* (Salomon, 1994).

Третий вид *E. praeruptus* был найден на Зеравшанском, Туркестанском, Дарвазском и Алайском хребтах Гиссаро-Алая, где растет на сухих горных склонах и каменистых осыпях, обычно на высоте от 2000 м и выше.

Морфологически *E. praeruptus* является промежуточным между *E. fedtschenkoi* и видами рода *Pseudoroegneria* (Nevski) Löve. Вид значительно напоминает *E. fedtschenkoi* (и *E. nevskii*) в структуре и деталях колосьев, тогда как вегетативные органы более сходны с видами *Pseudoroegneria*. Важные отличия от представителей *Pseudoroegneria* заключаются в том, что растения *E. praeruptus* имеют более мелкие пыльники, преимущественное самоопыление, как форму размножения, и StY-геномную конституцию (Salomon, 1993). Все виды *Pseudoroegneria* имеют длинные пыльники и обычно не способны к самоопылению и образуют семена только после перекрестного опыления (Jensen et al., 1990). По геномной конституции виды *Pseudoroegneria* — S-геномные диплоиды, SS-геномные автотетраплоиды и сегментальные S₁S₂-геномные аллотетраплоиды (Dewey, 1984).

E. × macrolepis (Drob.) Tzvelev, как полагают, является гибридом между *E. fedtschenkoi* и *E. praeruptus* (Цвелев, 1968). В Шведском аграрном Университете был создан искусственный гибрид *E. praeruptus* × *E. fedtschenkoi* (Salomon, 1993), который показал заметно более низкий уровень хромосомного спаривания, чем у гибрида *E. fedtschenkoi* × *E. nevskii*. Это может указывать на то, что *E. praeruptus* филогенетически более отдален от видовой пары *E. fedtschenkoi* – *E. nevskii*.

Однако, по признаку опушения НЦЧ, являющимся диагностическим для большинства видов StY геномной группы, у видов *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii* и *E. praeruptus* обнаружено большое сходство (рис. 5), тогда как по длине остей существует изменчивость. По этому признаку были найдены промежуточные между видами формы, длина остей которых составляет 6–10 мм.



Рис. 5. Семена разных образцов со стороны НЦЧ видов *E. fedtschenkoi* (1,2), *E. praeruptus* (3) и *E. nevskii* (4–6). **1.** GAS-8844; **2.** KSA-0935; **3.** H10285; **4.** CHA-8764; **5.** KSA-0938; **6.** H10213.

Хотя виды *E. fedtschenkoi* и *E. praeruptus* были отнесены ранее к разным секциям рода, *E. praeruptus* морфологически отличается от *E. fedtschenkoi* только более рыхлым колосом и более узкими листовыми пластинками (не более 4 мм шириной). Кроме того, в диагнозе *E. praeruptus* указан признак – хорошо выраженная центральная жилка на НЦЧ, хотя, у некоторых образцов *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii* и даже у *E. gmelinii* она в той или иной степени выражена.

Кроме основных анализируемых видов *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii*, *E. praeruptus* для сравнения были рассмотрены образцы видов *E. pendulinus*, *E. abolinii* (Drob.) Tzvelev, *E. gmelinii*, *E. macrochaetus* (Nevski) Tzvelev и *E. tianshanigenus* Czer., поскольку в ранней обработке Н.Н. Цвелева по злакам СССР (1976) эти виды состояли в одной секции с *E. fedtschenkoi*. Согласно данной обработке (Цвелев, 1976), морфологически, наиболее близким к *E. fedtschenkoi* является *E. abolinii*, отличающийся от него менее густым и двусторонним колосом, более короткими

остями и опушенными ЧКО. В свою очередь, виды *E. macrochaetus* и *E. tianshanigenus* отличаются от *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii* и *E. praeruptus* более короткими КЧ и различающиеся между собой длиной остей НЦЧ.

3.1.3. Анализ изменчивости запасных белков эндосперма

Семенной материал *E. fedtschenkoi* из Центрального и Северного Тянь-Шаня, из Рудного Алтая (Северо-Восточный Казахстан) и Республики Алтай (Россия) был электрофоретически проанализирован в сравнении с образцами *E. nevskii* из общих или близко расположенных местообитаний (рис. 6).

На основе качественного анализа полипептидных спектров были сделаны следующие выводы:

а) по компонентному составу белков наиболее близки биотипы *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* из хребтов Тянь-Шаня, что косвенно подтверждает предположение о менделевском типе наследования различительного признака длины остей НЦЧ в этой части ареала (рис. 6, А и В);

б) наряду с проявлением полиморфизма отмечено совпадение по ряду компонентов во всех зонах ОЭП у двух видов из Рудного Алтая (D);

в) по мере географической отдаленности увеличивается уровень различий между биотипами *E. fedtschenkoi* в пределах Алтайской горной страны в целом;

г) образец GUK-1009, входящий в состав обширной популяции на горе Красная (Республика Алтай, Усть-Коксинский р-н) и предварительно причисленный к *E. fedtschenkoi* (рис. 6, 14), вероятнее всего, относится к неизвестному таксону из StY-геномной группы рода *Elymus*.

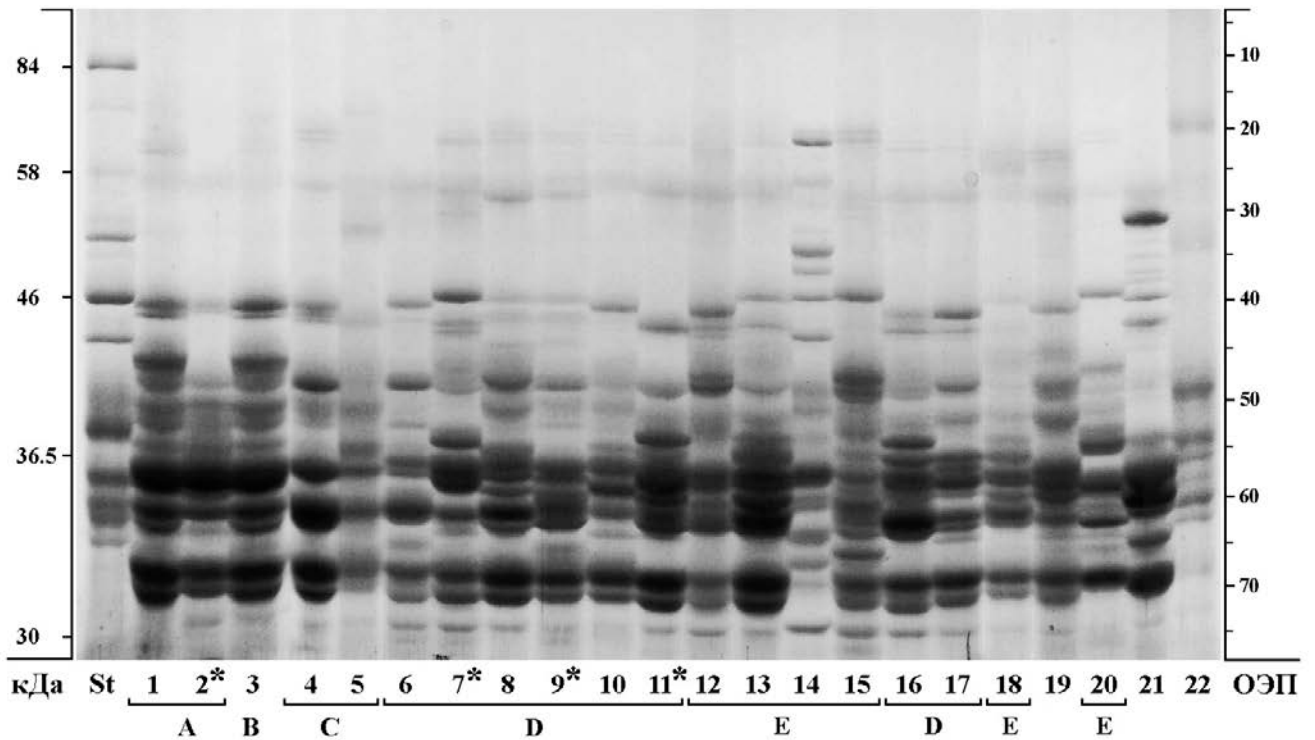


Рис. 6. SDS-электрофореграмма запасных белков эндосперма образцов *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii* и неидентифицированных образцов из Тянь-Шаня (Южный Казахстан и Киргизия), Рудного Алтая (Северо-Восточный Казахстан), Китайского Алтая (19), Внутренней Монголии (21) и Респ. Алтай (Россия): Зап. Тянь-Шань (A), Центр. Тянь-Шань (B), Сев. Тянь-Шань (C), Рудный Алтай (D), Горный Алтай (E). Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте +Me.

Звездочками помечены образцы *E. nevskii*. Дорожка (22) соответствует горно-алтайскому образцу *E. transbaicalensis*, ошибочно определенному как *E. nevskii*.

1. CHA-8745; 2. CHA-8764; 3. CUR-8846; 4. KAS-8545; 5. KAS-8551; 6. KSA-0935; 7. KSA-0938; 8. KAZ-0107; 9. KAZ-0108; 10. KAZ-0105; 11. KAZ-0103; 12. AUK-9856; 13. GAS-8844; 14. GUK-1009; 15. AUK-9819; 16. KTA-0936; 17. KTA-0934; 18. GUK-8715; 19. CXI-1014; 20. GUK-9812; 21. CIM-1102; 22. *E. transbaicalensis*, Респ. Алтай.

Подтвердилось предположение, что гербарный образец, определенный как *E. nevskii* из Республики Алтай (Кош-Агачский р-н, хр. Курайский, ущ. Туерык, 3.07.1982. Собр. В. М. Доронькин, NSK), на который ранее ссылалась Г. А. Пешкова (1985, 1990), не принадлежит этому виду и идентифицирован как *E. transbaicalensis* (рис. 7).

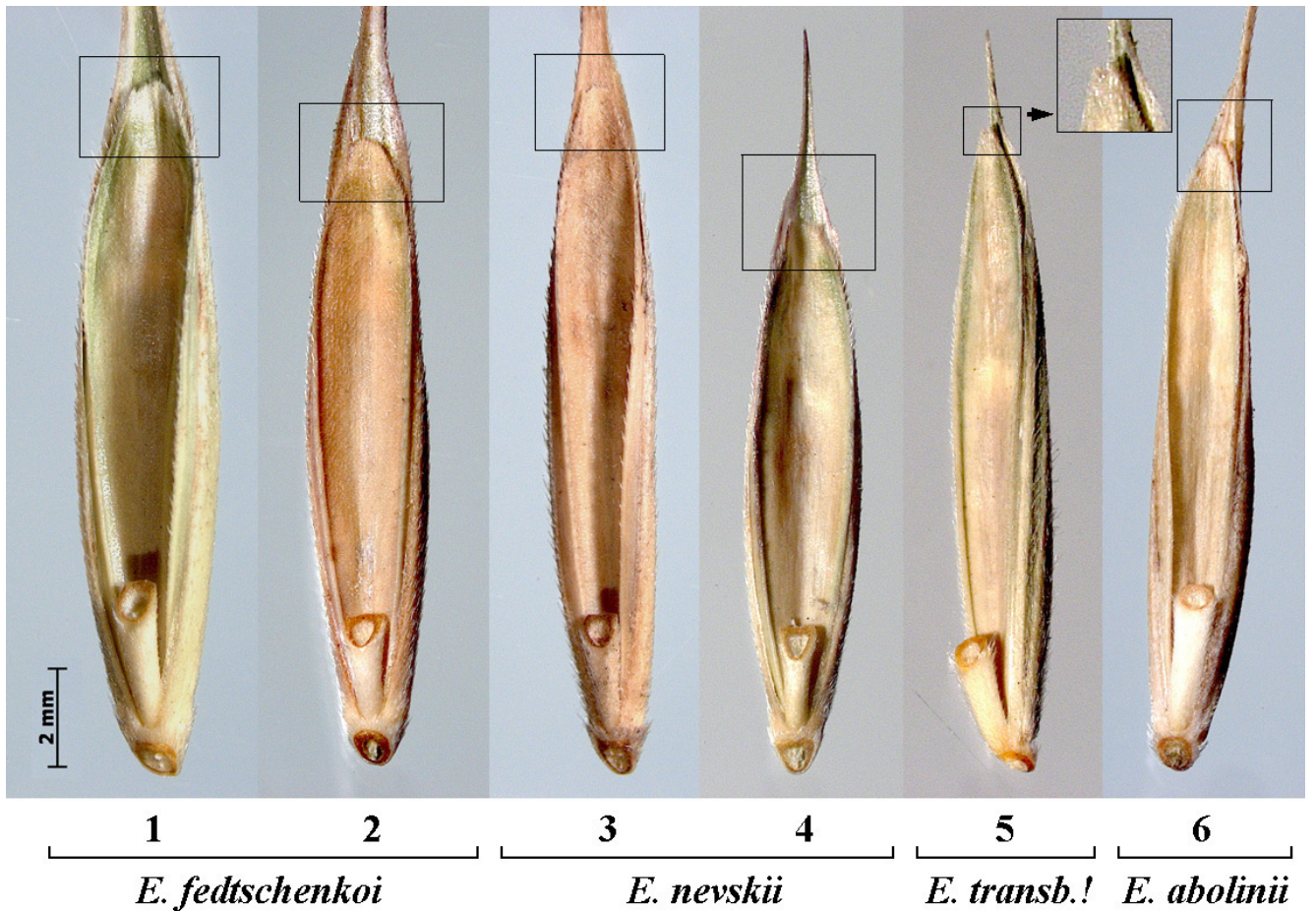


Рис. 7. Форма верхних цветковых чешуй у образцов разных видов *Elymus*.

E. fedtschenkoi: 1. GAS-8804; 2. KSA-0935. *E. nevskii*: 3. ЧА-8764; 4. KSA 0938.

5. *E. transbaicalensis*, гербарий NSK. 6. Неидентифицированный образец StY-геномного вида TUV-9697 (возможно *E. abolinii*).

Для подтверждения вышеназванных выводов был проведен опыт с привлечением образцов дополнительных реперных видов и некоторых неидентифицированных образцов, близких по морфологии к *E. fedtschenkoi* из Горного Алтая (рис. 8). По результатам опыта были сделаны следующие выводы:

а) реперные виды *E. gmelinii*, *E. abolinii*, *E. tianshanigenus* и *E. macrochaetus* значительно отличаются между собой по компонентному составу полипептидов, но при этом у взятых образцов *E. tianshanigenus* и *E. macrochaetus* из Гиссаро-Алая отмечена группа подвижных белков 70–75 ед. ОЭП, совпадающая с таковой у алтайских и тянь-шаньских образцов *E. fedtschenkoi* – *E. nevskii*, что может быть следствием более близкого родства этих четырех видов между собой, чем с парой видов *E. gmelinii* – *E. abolinii*;

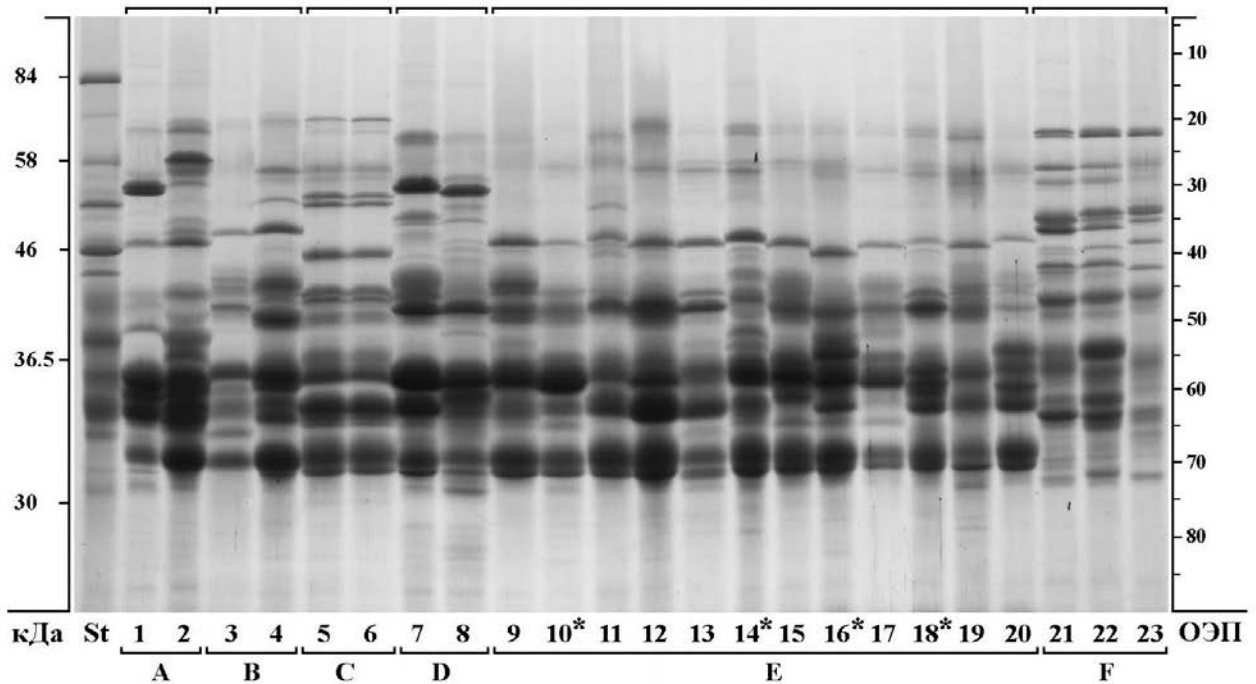


Рис. 8. SDS-электрофореграмма запасных белков эндосперма образцов *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* из мест совместного произрастания (E) в сравнении с реперными видами *E. gmelinii* (A), *E. abolinii* (B), *E. tianshanigenus* (C), *E. macrochaetus* (D) и неидентифицированными образцами из Горного Алтая (F). Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте +Me; Звездочками отмечены образцы *E. nevskii*. 1. KSA-0954; 2. ART-0951; 3. CXI-1006; 4. CXI-1007; 5. Н 10275-1; 6. Н 10275-2; 7. Н 10208; 8. Н 10303; 9. CHA-8745; 10. CHA-8764; 11. CUR-8846; 12. KAS-8545; 13. KSA-0935; 14. KSA-0938; 15. KAZ-0105; 16. KAZ-0103; 17. KAZ-0107; 18. KAZ-0108; 19. AUK-9856; 20. GAS-8844; 21. AUK-0650-1; 22. AUK-0650-2; 23. GUK-1009.

б) различия внутри образцов *E. fedtschenkoi* – *E. nevskii* более выражены по мере географической отдаленности, чем в зависимости от формальной видовой принадлежности;

в) алтайская пара образцов AUK-0650 и GUK-1009, по всей видимости, не может быть отнесена к комплексу *E. fedtschenkoi* – *E. nevskii*, а действительно представляет собой более обособленный таксон (возможно, самостоятельный вид) из числа StY-геномной группы рода *Elymus*.

Семенной материал *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* из разных точек ареала был электрофоретически проанализирован по запасным белкам эндосперма в сравнении с двумя образцами *E. praeruptus* с Гиссарского и Туркестанского хребтов Гиссаро-Алая (рис. 9).

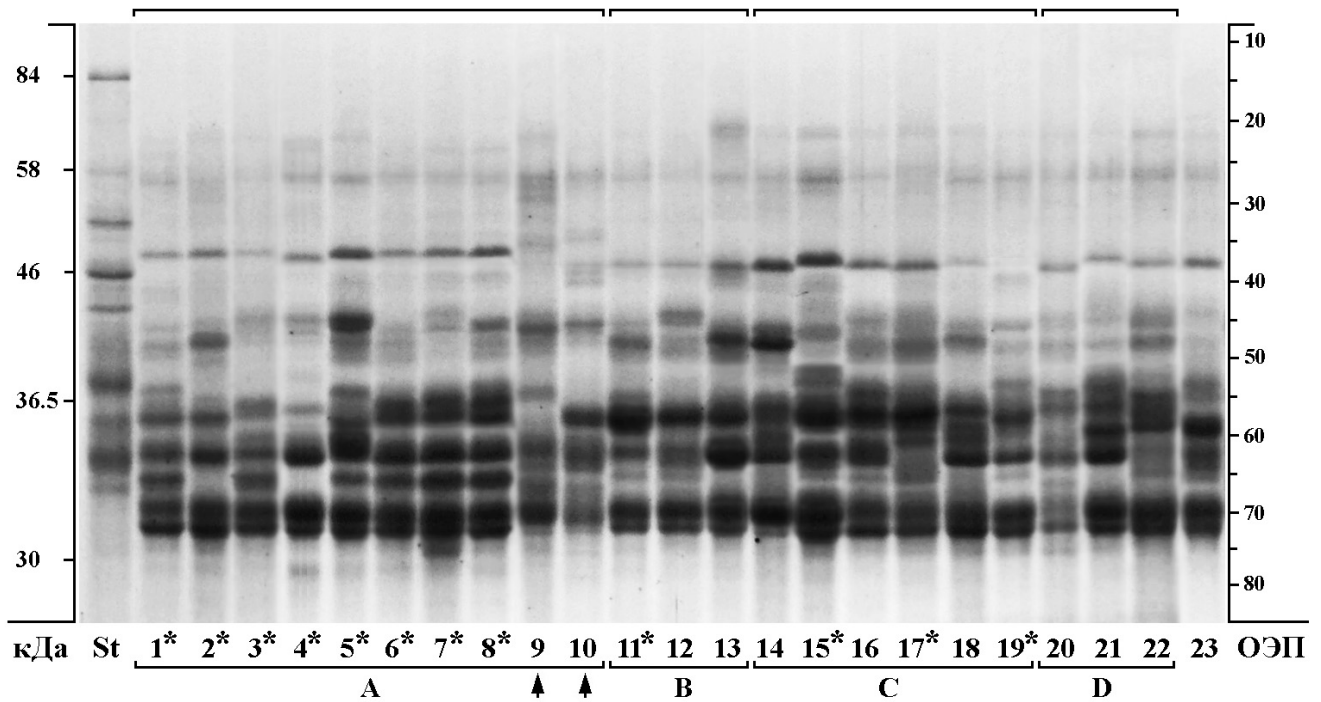


Рис. 9. SDS-электрофореграмма белков эндосперма образцов *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii* и *E. praeruptus* из хребтов Гиссаро-Алая (А), Тянь-Шаня (В), Рудного Алтая (С), Горного Алтая (D) и Китайского Алтая (23). Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте +Me. Звездочками помечены образцы *E. nevskii*, стрелками указаны два образца *E. praeruptus*.

1. H10213; 2. H10215; 3. H10216; 4. H10223; 5. H10271; 6. H10278; 7. H10293; 8. H10295; 9. H10285; 10. H10219; 11. CHA-8764; 12. CUR-8846; 13. KAS-8545; 14. KSA-0935; 15. KSA-0938; 16. KAZ-0107; 17. KAZ-0108; 18. KAZ-0105; 19. KAZ-0103; 20. AUK-9856; 21. GAS-8844; 22. GUK-9812; 23. H7510.

Образцы трех видов показали внутривидовой полиморфизм по компонентному составу. Белковые спектры образцов *E. nevskii* из хребтов Гиссаро-Алая показали вариабельность в зоне 47–67 ед. по шкале ОЭП. При этом спектры образцов № 2 и № 4 в целом отличались от остальных *E. nevskii*, но были похожи между собой. У образцов *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* спектры не идентичны, но имеют сходство по группам белков в определенных зонах, в основном в местах совместного произрастания. Т.о. сходство показали два образца (11 и 12) из Тянь-Шаня в зонах 26, 37 и 65–75 ед. по шкале ОЭП. Образцы из Рудного Алтая (14 и 15) идентичны в зонах 21, 27 и 71 ед. ОЭП. Спектры другой пары образцов *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* (15 и 16) показали идентичность у наиболее крупных субъединиц белка

(65–72 ед. ОЭП). Тогда как у образцов 16 и 17 проявилась идентичность в большей части спектров.

Два образца *E. praeruptus* из разных хребтов Гиссаро-Алая обладали совершенно уникальными наборами компонентов, а визуальное совпадение по величинам ОЭП с другими образцами, по нашему мнению, может носить случайный характер.

Результаты данного опыта позволили сделать следующие выводы:

а) все три вида обладают внутренним полиморфизмом по компонентному составу белков эндосперма, что дает возможность изучать меж- и внутривидовую изменчивость и специфичность даже с использованием нежизнеспособного материала;

б) среди образцов *E. nevskii* из разных точек Гиссаро-Алая нет полностью идентичных, но при этом наибольшее совпадение по компонентному составу проламинов и субъединиц глютелина отмечено в зонах 36 ед., 66 ед. и 70–72 ед. ОЭП. Два последних компонента являются наиболее специфичными для видов *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* в целом;

в) по этому признаку наиболее близки биотипы *E. fedtschenkoi* CUR-8846 и *E. nevskii* СНА-8764 из разных хребтов Тянь-Шаня (В-11, В-12), что косвенно подтверждает предположение о менделевском типе наследования различительного признака длины остей НЦЧ в этой части ареала;

г) высокая изменчивость характерна для образцов двух видов из Рудного Алтая, где также наибольшее сходство отмечено для образцов *E. fedtschenkoi* KAZ-0105 и *E. nevskii* KAZ-0103 из места совместного произрастания. Выборка образцов *E. fedtschenkoi* из Горного Алтая обладала высокой гетерогенностью, но в некоторых зонах ОЭП показала совпадение с образцами разных видов из Рудного Алтая;

д) образец *E. fedtschenkoi* H7510 из Китайского Алтая проявил наибольшее сходство с одним из образцов этого вида из Российского Горного Алтая (D-22 и 23);

е) два образца *E. praeruptus* из разных хребтов Гиссаро-Алая обладали совершенно уникальными наборами компонентов, а визуальное совпадение по величинам ОЭП с другими образцами, по нашему мнению, может носить случайный характер.

Учитывая выявленную изменчивость по белкам эндосперма, можно предположить, что *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* в разных точках ареала находятся на разных стадиях микроэволюционной дивергенции. В частности, некоторые биотипы *E. fedtschenkoi* могут нести аллель, контролирующей признак резко укороченных остей НЦЧ, то есть, представлять собой его короткоостую форму. В этом случае такие биотипы будут причисляться к виду *E. nevskii* в качестве его разновидностей.

3.1.4. Взаимоотношения видов, выявляемые молекулярно-генетическими методами

Для выявления полиморфизма и видовой специфичности у *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii* и *E. praeruptus* нами был применен метод маркирования межмикросателлитных последовательностей ДНК (ISSR). Кроме вышеназванных видов для сравнения в анализ были взяты образцы видов секции *Goulardia*: *E. pendulinus*, *E. abolinii*, *E. gmelinii*, *E. macrochaetus* и *E. tianshanigenus*. Также в данный опыт были включены образцы, которые нам идентифицировать не удалось. Были исследованы 8 праймеров, 6 из которых оказались наиболее эффективными. Праймеры 17899В, М1, М2, М11, НВ14 и НВ12 были применены для ПЦР амплификации 48 образцов. В результате было получено 328 бэндов варьирующих в диапазоне от 200 до 2000 п.н. (табл. 7). Бэнды были 100% полиморфны. Подобный полиморфизм ISSR фрагментов был так же отмечен при анализе геномного разнообразия гречихи посевной и татарской (Кадырова и др., 2010). Наибольшее количество ISSR-фрагментов (91) было получено при использовании праймера 17899В – (CA)₈GG. Результаты амплификации с праймером 17899В, представлены на рис. 10. Наименее изменчивые профили были получены при использовании праймера НВ14 – 40 ампликонов (рис. 11).

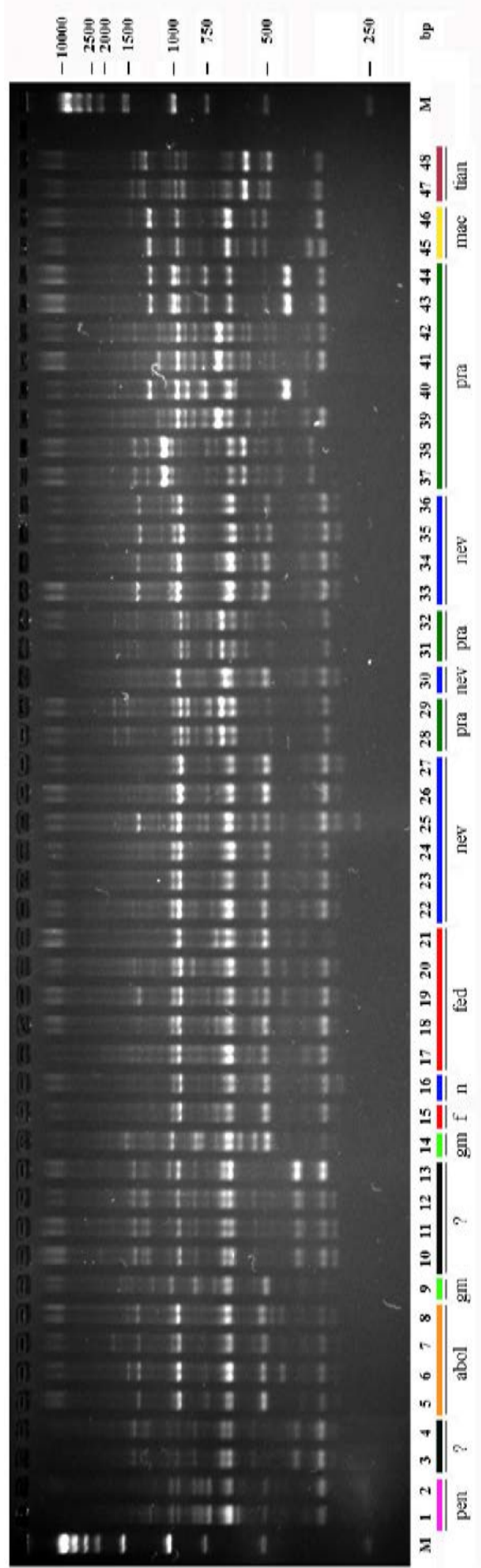


Рис. 10. ISSR варибельность с использованием праймера 17899В у *E. pendulinus*, *E. abolinii*, *E. gmelinii*, *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii*, *E. praeruptus*, *E. macrochaetus* и *E. tianshanigenus*. Треки 3-4 и 10-13 – неидентифицированные образцы (?).

1. CHE-1023; 2. CHE-1022; 3, 4. TUV-9697; 5. CXI-1007-1; 6. CXI-1007-2; 7. CXI-1006-1; 8. CXI-1006-2; 9. KSA-0954; 10, 11, 12. GUK-1009; 13. AUK-0650; 14. ART-0951; 15. KSA-0935; 16. KSA-0938; 17. H4119; 18. H7507; 19. H7507; 20. H7510; 21. H7510; 22. H3523; 23. H3523; 24. H3522; 25. H10213; 26. H 10215; 27. H 10215; 28. H 10218; 29. H 10218; 30. H10223; 31. H10285; 32. H10285; 33. H10293; 34. H10293; 35. H10295a; 36. H10295a; 37. H3283; 38. H3283; 39. H10218; 40. H10251; 41. H10285; 42. H10285; 43. H10287; 44. H10287; 45. H10303; 46. H10208; 47. H10275; 48. H10275.

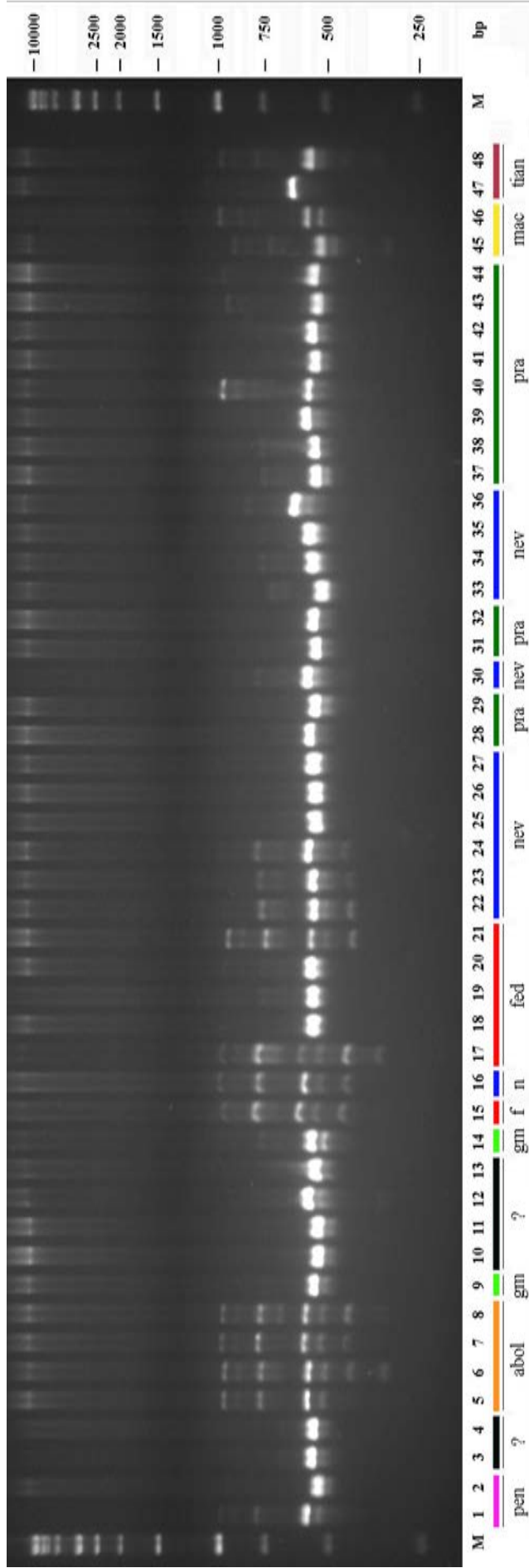


Рис. 11. ISSR варибельность, с использованием праймера HB14, у *E. pendulinus*, *E. abolinii*, *E. gmelinii*, *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii*, *E. praeruptus*, *E. macrochaetus* и *E. tianshanigenus*. Треки 3-4 и 10-13 – неидентифицированные образцы (?).

1. CHE-1023; **2.** CHE-1022; **3, 4.** TUV-9697; **5.** CXI-1007-1; **6.** CXI-1007-2; **7.** CXI-1006-1; **8.** CXI-1006-2; **9.** KSA-0954; **10, 11, 12.** GUK-1009; **13.** AUK-0650; **14.** ART-0951; **15.** KSA-0935; **16.** KSA-0938; **17.** H4119; **18.** H7507; **19.** H7507; **20.** H7510; **21.** H7510; **22.** H3523; **23.** H3523; **24.** H3522; **25.** H10213; **26.** H 10215; **27.** H 10215; **28.** H 10218; **29.** H 10218; **30.** H10223; **31.** H10285; **32.** H10285; **33.** H10293; **34.** H10293; **35.** H10293a; **36.** H10295a; **37.** H3283; **38.** H3283; **39.** H10218; **40.** H10251; **41.** H10285; **42.** H10285; **43.** H10287; **44.** H10287; **45.** H10303; **46.** H10208; **47.** H10275; **48.** H10275.

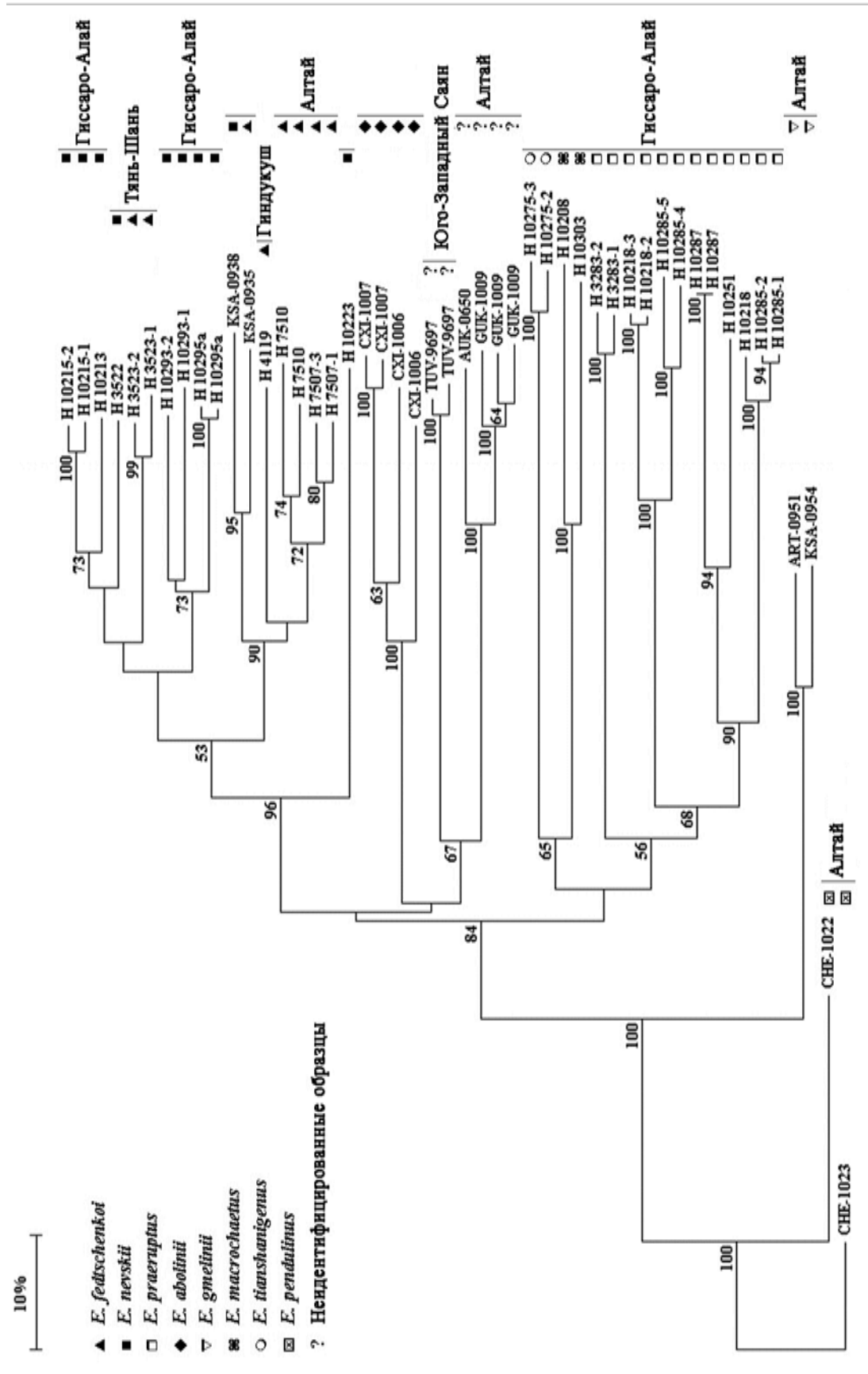


Рис. 12. Консенсусная дендрограмма NJ, построенная по 6 праймерам, через программу TREECON v. 1.3 b. В узлах указаны значения бутстреп поддержки. Шкала сверху – генетические расстояния по Link et al. (1995).

Таблица 7

Характеристика праймеров, использованных для изучения ДНК-полиморфизма

Нуклеотидная последовательность 5`- 3`	Наименование праймера	Ta, °C	Общее число амплифицируемых фрагментов	Размер фрагментов ДНК, п.н.
(CA) ₈ GG	17899B	47	91	250-2000
(AC) ₈ CG	M1	47	49	250-1000
(AC) ₈ YG*	M2	56	47	250-1500
(CA) ₆ R**	M11	39	43	200-1000
(CTC) ₃ GC	HB14	41	40	250-1000
(CAC) ₃ GC	HB12	42	58	250-1000

*Y = C или T; **R = G or A

Консенсусные дендрограммы, основанные на данных полиморфизма ISSR-PCR спектров, были построены методами UPGMA и Neighbor-Joining (NJ). Дендрограммы показали сходный результат (Kobozeva et al., 2013). Они прояснили взаимоотношения между видами *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii* и *E. praeruptus* (рис. 12, 13) и подтвердили ранее полученные данные.

Как показано на дендрограммах (рис. 12, 13, 14), образцы одного вида из разных мест группировались согласно их видовой принадлежности. При этом в верхней части дендрограмм образцы *E. fedtschenkoi* образуют общую кладу с *E. nevskii*, включающую образцы двух видов из отдаленных мест произрастания. Образцы *E. praeruptus* составляют отдельную от остальных образцов кладу в нижней части дендрограммы (Кобозева и др., 2013).

В одном кластере с *E. praeruptus* находятся виды *E. macrochaetus* и *E. tianshanigenus* из близких точек сбора в пределах Гиссаро-Алая. Исходя из расположения в общем кластере на дендрограмме, можно было бы предположить, что виды *E. macrochaetus* и *E. tianshanigenus* различающиеся между собой длиной остей, могут составить единый комплекс. Но делать какие-либо выводы относительно их взаимоотношений преждевременно, т.к. для этого необходимы комплексные исследования.

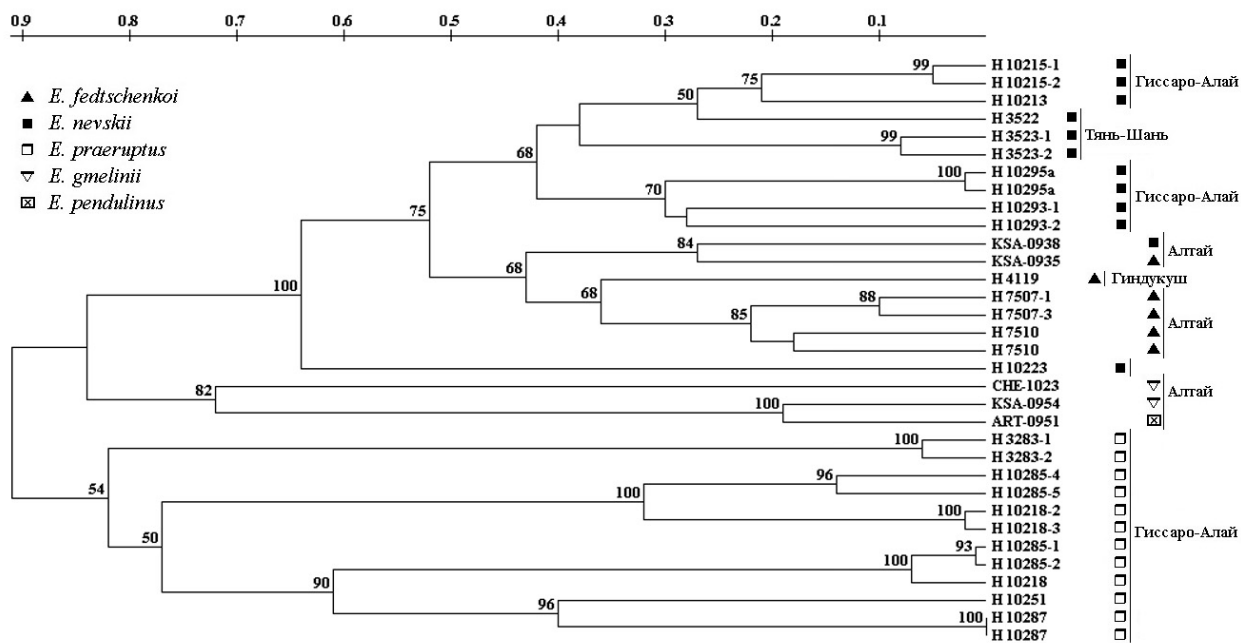


Рис. 13. Консенсусная дендрограмма UPGMA, построенная по 6 праймерам, через программу TREECON v. 1.3 b. В узлах указаны значения бутстреп поддержки. Шкала вверху – генетические расстояния согласно Nei, Li (1979). В построении участвовали только известные образцы видов StY-геномной группы.

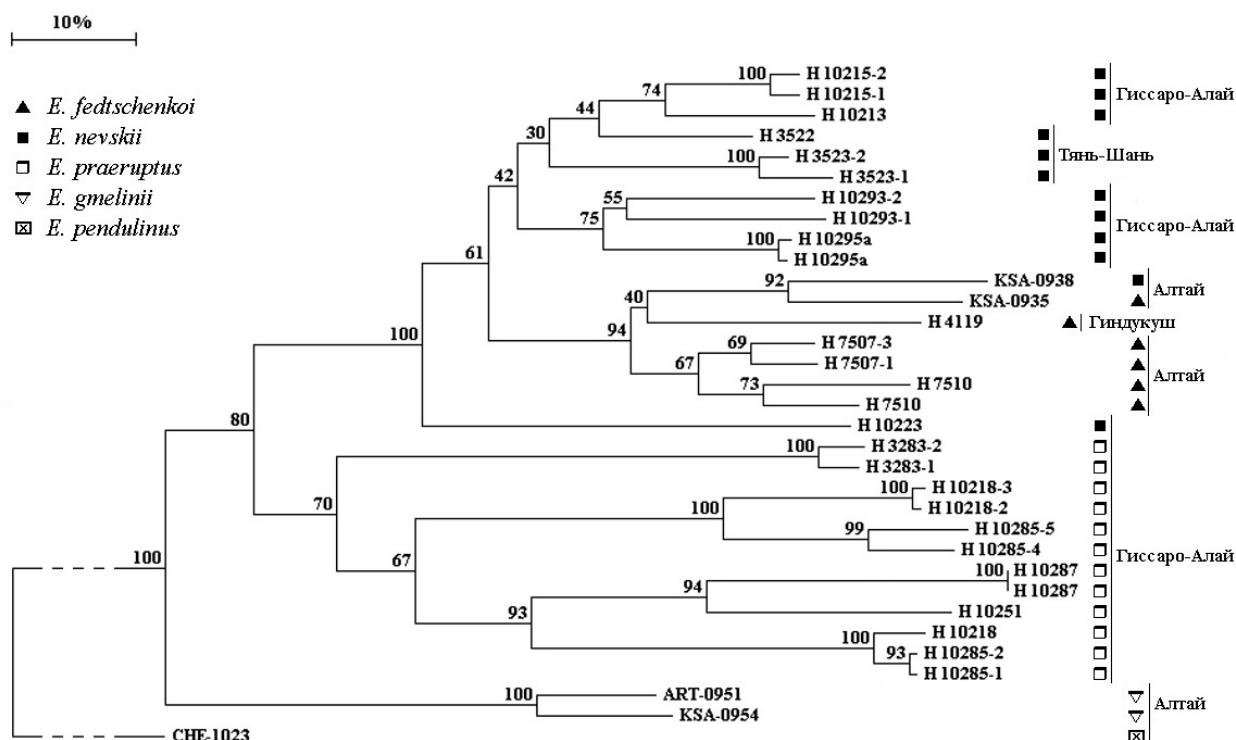


Рис. 14. Консенсусная дендрограмма NJ, построенная по 6 праймерам, через программу TREECON v. 1.3 b. В узлах указаны значения бутстреп поддержки. Шкала вверху – генетические расстояния согласно Link et al. (1995). В построении участвовали только известные образцы видов StY-геномной группы.

Промежуточные ветви между видами *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii* и *E. praeruptus* образованы также алтайскими видами *E. gmelinii*, *E. abolinii* и неидентифицированными образцами (МОФ). Эти МОФ ранее были причислены к разным видам: образец TUV-9697 определен как *E. abolinii* (рис. 5), но растения отличались формой габитуса, более плотным колосом и постепенно заостренными, более длинными и пленчатыми КЧ; образцы AUK-0650 и GUK-1009 были причислены к *E. fedtschenkoi*, но четко отличались по запасным белкам эндосперма от остальных образцов *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii*. Эти МОФ распределились по разнымкладам в соответствии с их географическим произрастанием. Расположение МОФ из Горного Алтая AUK-0650 и GUK-1009 в общей кладе с остальными изучаемыми видами подтверждает полученный в анализе электрофореза запасных белков вывод о том, что данные образцы принадлежат к StY-геномной группе видов. Виды *E. abolinii* и *E. gmelinii* составили отдельные кластеры, которые находятся ближе к видам *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii*, чем к *E. praeruptus*, *E. macrochaetus* и *E. tianshanigenus*.

Дендрограммы NJ и UPGMA (рис. 13, 14), построенные без участия видов *E. abolinii*, *E. macrochaetus* и *E. tianshanigenus* и неидентифицированных образцов наиболее достоверно показали различия между видами *E. pendulinus* и *E. gmelinii*, которые в свою очередь хорошо отделились от *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii* и *E. praeruptus*. Виды *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* в целом разделились, но два образца этих видов Алтайского происхождения объединились в общий кластер. Образцы *E. praeruptus* четко отделились от двух предыдущих видов. Таким образом, согласно выявленному полиморфизму ISSR-маркеров *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* обладают некоторым генетическим сходством, тогда как *E. praeruptus* отдален от этой пары видов.

3.1.5. Репродуктивные взаимоотношения видов

Искусственный гибрид между длинноостым *E. fedtschenkoi* и типичным *E. nevskii* из Таджикистана был полностью стерилен и имел нерастрескивающиеся пыльники, что подтверждает обособленность видов (Salomon, 1993; Кобозева и

др., 2013). Однако, частота хромосомного спаривания в метафазе I в материнских клетках пыльцы у гибрида *E. fedtschenkoi* × *E. nevskii* была очень высока и составляла 27.10 хиазм на клетку. Среднее значение числа бивалентов было 13.04 на клетку из-за относительно высокой частоты клеток, содержащих закрытые квадрилваленты. Очевидно, что геномы *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* близкородственны, но биотипы, включенные в гибридизацию, отличались по одной хромосоме, несущей транслокацию. Искусственный гибрид *E. praeruptus* × *E. fedtschenkoi* (Salomon, 1993; Кобозева и др., 2013) показал заметно более низкий уровень хромосомного спаривания, чем у гибрида *E. fedtschenkoi* × *E. nevskii*. Это может указывать на то, что *E. praeruptus* филогенетически более отдален от видовой пары *E. fedtschenkoi* – *E. nevskii*.

Живой материал двух видов был собран Д. Е. Герус в северо-восточном Казахстане в 2009 г. в рамках экспедиционного проекта лаборатории. С целью проведения генетического анализа диагностического признака нами выращены родительские биотипы видов и получено несколько гибридных зерновок *E. nevskii* KSA-0938 × *E. fedtschenkoi* KSA-0935 (рис. 15).

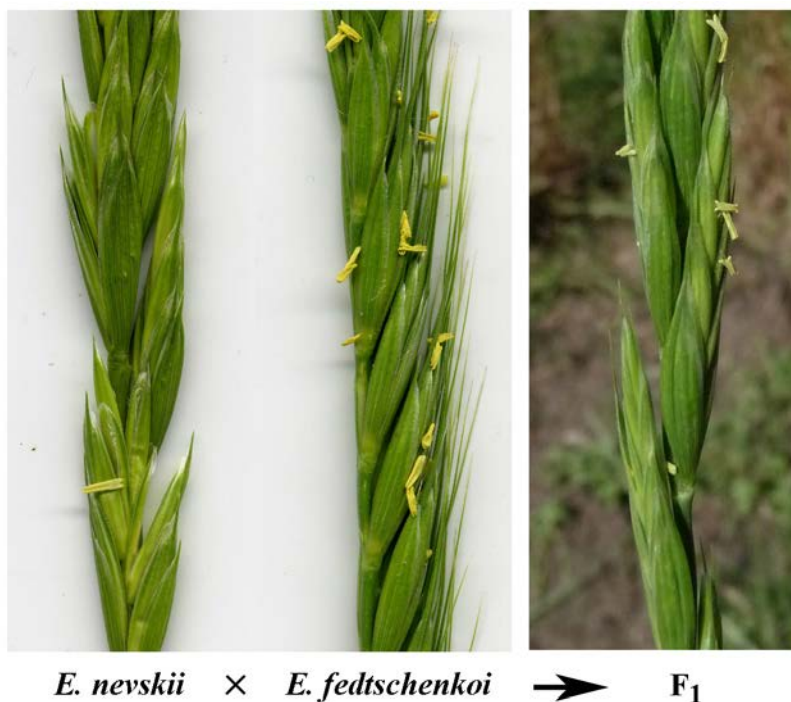


Рис. 15. Фрагменты цветущих колосьев родительских биотипов *E. nevskii* KSA-0938 (1) и *E. fedtschenkoi* KSA-0935 (2) из Рудного Алтая (Северо-Восточный Казахстан) и их фертильного гибрида.

Созданные нами два гибридных растения между биотипами из южного Алтая *E. fedtschenkoi* KSA-0938 × *E. nevskii* KSA-0935 показали относительно высокий процент семенной фертильности 25.3% и 35.8% соответственно, по сравнению с родительскими – 61.2%, что свидетельствует о близком родстве между данными биотипами двух видов (Кобозева и др., 2012).

В данной комбинации получено 16 гибридных растений F₂, которые будут изучены с целью установления характера наследования диагностических признаков. В перспективе необходимо изучить другие популяции с совместным произрастанием видов, чтобы подтвердить их принадлежность к единому комплексу.

Выводы по подглаве 3.1.

По результатам нашего исследования, *E. praeruptus* представляет собой обособленный от *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* вид. Вместе с тем, морфологически популяции видов *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* из северного Тянь-Шаня и Алтайских гор отличаются от популяций Гиссаро-Алая в большей степени, чем образцы этих видов из мест общего произрастания.

На основании полученных комплексных данных, виды *E. fedtschenkoi* и *E. nevskii* являются близкородственными, и вероятно, могут принадлежать к единому комплексу. Для подтверждения этой гипотезы необходимы дальнейшие исследования, основанные на гибридологическом анализе.

3.2. Внутривидовой полиморфизм по морфологическим признакам и спектрам запасных белков эндосперма *E. gmelinii*

3.2.1. Номенклатура и синонимика

Elymus gmelinii (Ledeb.) Tzvelev — наиболее распространенный вид StY-геномной группы рода *Elymus* L., который достаточно легко определяется в природе. Основная часть его ареала расположена на территории южной части Сибири и на Дальнем Востоке вид распространяется до центральной части п-ова Камчатка (рис. 16). Несмотря на то, что *E. gmelinii* имеет широкий ареал, точные данные о целесообразности выделения таксонов подвидового ранга отсутствуют, а диапазон его морфологической и генетической изменчивости практически не изучен.

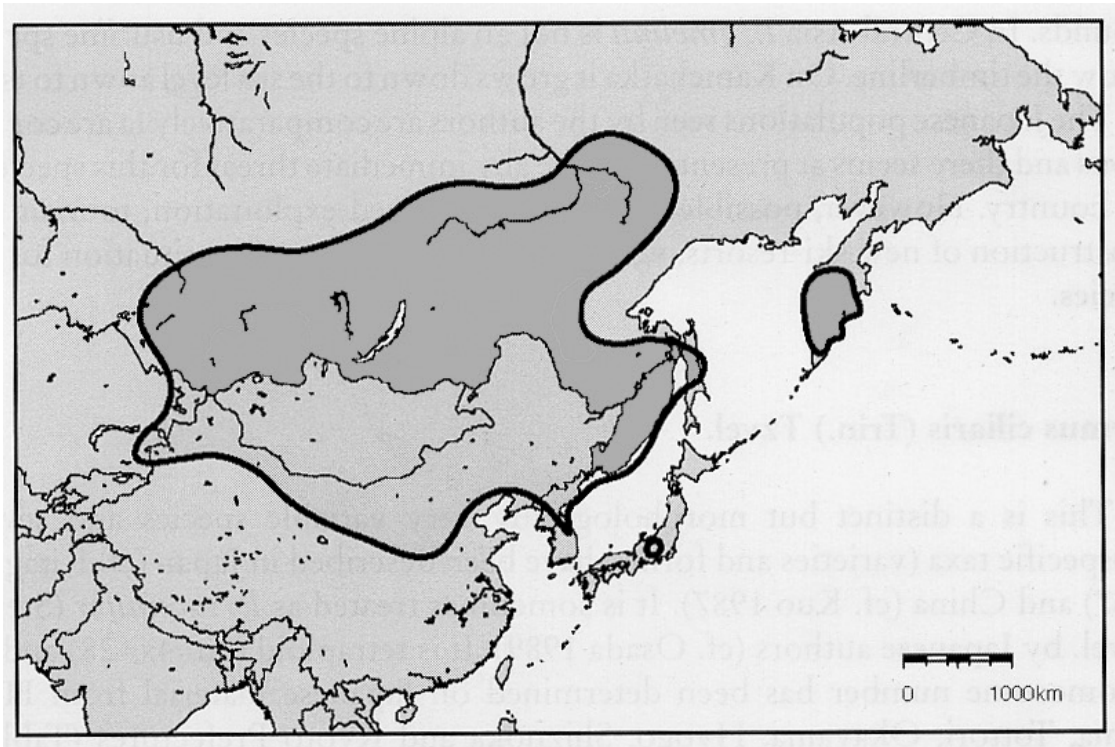


Рис. 16. Карта ареала *E. gmelinii* согласно R. von Bothmer et al. (2005)

Первоначально вид был описан К. Ледебуром в 1829 г. как *Triticum caninum* var. *gmelinii* Ledeb. Скрибнер и Смит в 1897 г. узаконили комбинацию *Agropyron gmelinii* (Ledeb.) Scribn. et J. G. Smith. Этот вид был указан П.Н. Крыловым (1914)

для окрестностей Томска, Барнаула и для Горного Алтая. Одновременно с выходом публикации П.Н. Крылова (1914), В.П. Дробов описал вид *A. turczaninowii* Drobow, соответствующий описаниям вида *A. gmelinii*. В.П. Дробов (1914) внутри *A. turczaninowii* выделил две разновидности, основываясь на признаке опушения колосковых (КЧ) и нижних цветковых (НЦЧ) чешуй: шероховатые по жилкам — var. *typicum* и гладкие по жилкам — var. *glabrum*. При этом автор указывал обширный ареал для *A. turczaninowii* var. *typicum*, тогда как var. *glabrum* была известна только для одного места на территории современного Приморского края. С.А. Невский (1934) перевел *A. turczaninowii* в род *Roegneria* С. Koch. А в 1939 г. М. Китагава перенес *A. gmelinii* в род *Roegneria* и, таким образом, одному природному таксону стали соответствовать два названия: *R. turczaninowii* (Drobow) Nevski и *R. gmelinii* (Ledeb.) Kitag. Далее В.Н. Ворошилов (1955) вернул вид *R. turczaninowii* в род *Agropyron* Gaertn., тогда как Н.Н. Цвелев (1968) включил *R. gmelinii* в род *Elymus*, как *E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvelev, а вид *A. turczaninowii* был отнесен в его синонимы. Позднее для произрастающего в Сибири (Пешкова, 1990) и на Дальнем Востоке (Пробатова, 1985) *E. gmelinii* были даны несколько различающиеся характеристики (табл. 8).

Таблица 8

Характеристика основных признаков растений *E. gmelinii* с Дальнего Востока России (Пробатова, 1985) и из Сибири (Пешкова, 1990)

Признак	Н.С. Пробатова	Г.А. Пешкова
1	2	3
Растение, Стебель	60-100 (120) см выс., дерновин обычно не образуют*	грубые рыхлодерновинные многолетники с крепкими стеблями
Узлы стебля (УС)	очень коротковолосистые	—
Влагалища нижн. л.	коротко- и густоволосистые	—
Листовые пластинки (ЛП)	4-9 мм шир., свернутые или б.м. плоские, сверху или с обеих сторон длинно- и негустоволосистые, реже голые, шероховатые	свернутые или плоские (4-10 мм шир.), сверху (иногда с обеих сторон) оттопыренно длинноволосистые, реже голые
Колосья	7-17 (20) см дл., прямостоячие, узкие (до 8 мм шир.)	прямостоячие, узкие, фиолетово-окрашенные

Продолжение таблицы 8

1	2	3
Колоски	15-20 мм дл., с 4-5 цв., обычно буроватые	–
Колосковые чешуи (КЧ)	6-12 мм дл. с 5-7 шероховатыми жилками, постепенно заостренные, почти <i>равные или немного короче</i> прилежащих НЦЧ	с 5-7 грубыми и жесткошероховатыми жилками, постепенно заостренные, но без ости, <i>заметно короче (иногда почти в 1.5 раза)</i> нижнего цветка
Членики колосковой оси (ЧКО)	<i>густоволосистые</i>	покрыты <i>густыми, но короткими шипиками</i>
Нижние цветковые чешуи (НЦЧ)	9-12 мм дл., ланцетные, по жилкам или по всей поверхности с крупными шипиками, ости (20) 25-40 (45) мм дл., вначале прямые, позднее резко отгибающиеся в стороны	по бокам, а часто и по спинке с жесткими крепкими шипиками, на верхушке с длинной (2-4 см), при плодах круто отогнутой жестко шероховатой остью
Верхние цветковые чешуи (ВЦЧ)	к верхушке сужающиеся, почти равные НЦЧ, между киями тонкошиповатые или в верхн. части коротковолосистые.	по киям с крепкими и длинными, равномерно расставленными шипиками, между киями грубошероховатые, особенно близ верхушки
Пыльники	1.5-2.7 мм дл.	2-3 мм дл., желтые

*Курсивом выделены различия

Согласно “Flora of China” (Chen, Zhu, 2006), на территории Китая были выделены две разновидности *E. gmelinii*, на основании признаков высоты и диаметра стеблей, а также величины КЧ. Растения var. *gmelinii* характеризуются стеблями 60–80 см высотой, 1.5–2 мм в диаметре у основания; неравными КЧ, тогда как для var. *macrathetus* характерны стебли 75–100 см высотой, до 3 мм в диаметре у основания; колосковые чешуи почти равные, 10–15 мм.

И хотя китайские систематики выделяют из этого вида две разновидности, правильность именно такого подхода вызывает сомнение, поскольку здесь задействованы признаки с высокой компонентой условий среды. Характеристика вида, предложенная Н.Н. Цвелевым и Н.С. Пробатовой (2010), в настоящее время выглядит более убедительной, в том числе в отношении разграничения видов *E. gmelinii* – *E. fedtschenkoi*. Диагностические ключи определителей *E. gmelinii* и *E. fedtschenkoi* Tzvelev согласно Н.Н. Цвелеву и Н.С. Пробатовой (2010):

50. Пыльн. 2-2.7 мм дл. Нижн. цв. чеш. на спинке с рассеянными короткими и толстыми шипиками, в средн. части спинки часто почти гладкие; их ости 20-40 мм дл. Кол. чеш. относительно узкие (обычно 1.5-2.5 мм шир.). Колосья обычно б. м. серовато-фиолетовые, не очень густые. Лист. пласт. сверху рассеянно волосистые, реже голые . . .

..... 7. *E. gmelinii*

+ Пыльн. 2.7-4 мм дл. Нижн. цв. чеш. на спинке довольно густо и равномерно покрыты более тонкими шипиками, переходящими в волоски. Кол. чеш. более широкие (обычно 2.2-3.2 мм шир.). Колосья обычно зеленые. Лист. пласт. сверху обычно голые, реже рассеянно волосистые 6. *E. fedtschenkoii*

В комплексные исследования были взяты отдельные образцы из различных местообитаний Приморского края, Горного Алтая, Красноярского края, южной Бурятии, Забайкальского края и Восточного Казахстана. Образцы из Северо-Западного Китая, включенные нами в исследования вызвали сомнение в точном определении вида и, возможно, не являются *E. gmelinii* (или представляют собой таксоны, близкие к *E. abolinii* (Drobow) Tzvelev). Точки сбора природного материала приведены в табл. 9.

Таблица 9

Местонахождение образцов из природных популяций *E. gmelinii*

Код образца	Местонахождение и автор сбора
1	2
ALS-9719	Алтайский край, Чарышский р-н, бер. р. Чарыш, 2 км выше пос. Сентелек, alt. 537 м N 51°12.985' E 83°47.496' (Е. Костина)
ALI-9715	Алтайский край, Чарышский р-н, окр. пос. Чинета, дол. р. Иня, alt. 385 м N 51°17.448' E 83°3.089' (Е. Костина)
АКА-0311	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Камлак, пойма р. Сема, alt. 390 м N 51°37.80' E 85°41.09' (А. Агафонов)
GAC-8924	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. г. Усть-Сема, галечник в пойме р. Катунь, лев. берег, alt. 341 м; N 51°37.616' E 85°45.915' (А. Агафонов)
AUS-1013	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Усть-Сема, тропа вдоль прав. бер. Катунь, перед мостом, alt. 345 м; N 51°38.371' E 85°45.384' (А. Агафонов, Е. Кобозева)
ABE 0675	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Беш-Озек, 41 км автотрассы Черга–Усть-Кан, высокотравный луг, alt. 1151 м N 51°05.395' E 85°12.303' (А. Агафонов)

Продолжение таблицы 9

1	2
АКА-0311	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Камлак, пойма р. Сема, alt. 390 м; N 51°37.80' E 85°41.09' (А. Агафонов)
ALT-9402	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Топучая, alt. 1178 м N 51°7.45' E 85°35.54' (А. Агафонов)
ASH-8929	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Шебалино, вдоль дороги на склоне, alt. 932 м; N 51°15.77' E 85°39.49' (А. Агафонов)
ACH-8916	Респ. Алтай, Онгудайский р-н, старая дорога на пер. Чике-Таман, alt. 1053 м; N 50°38.733' E 86°18.042' (А. Агафонов)
AKR-9403	Респ. Алтай, Онгудайский р-н, окр. пос. Каракол, дол. р. Урсул, обочина трассы не доезжая пос. Онгудай, alt. 884 м; N 50°48.785' E 85°55.923' (А. Агафонов)
ATU-8928	Респ. Алтай, Онгудайский р-н, окр. пос. Туэкта, дол. р. Урсул, alt. 905 м; N 50°49.90' E 85°54.27' (А. Агафонов)
GAA-8913	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, дол. р. Чуя, 758-й км, рядом с родником, alt. 1014 м; N 50°20.665' E 87°13.379' (А. Агафонов)
GAA-8914	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, пос. Чибит, галечник у р. Чибитка, в 5 км от Акташа, alt. 1190 м; N 50°19' E 87°32' (А. Агафонов)
ALK-0678	Респ. Алтай, Усть-Коксинский р-н, окр. пос. Кырлык, лев. бер р. Кырлык, alt. 1162 м, N 50°45.733' E 84°55.383' (А. Каракулов)
ALU-0979	Респ. Алтай, Улаганский р-н, окр. пос. Кокбаш, дол. р. Чулышман ниже впадения р. Башкаус, alt. 510 м N 51°12.203 E 87°44.612' (М. Полякова)
GAJ-8914	Респ. Алтай, Усть-Канский р-н, окр. пос. Ело, дол. р. Ело, вдоль дороги на пос. Ябоган, alt. 1172 м N 50°47.452' E 85°24.625' (А. Агафонов)
GAJ-8915	Респ. Алтай, Усть-Канский р-н, пер. Ябоганский, alt. 1456 м N 50°52.415' E 85°14.462' (А. Агафонов)
GUK-8802	Респ. Алтай, Усть-Канский р-н, окр. пос. Кырлык, бер. р. Кырлык, alt. 1476 м N 50°45.75' E 84°55.38' (Д. Шауло)
GUK-0108	Респ. Алтай, Усть-Коксинский, окр. пос. Сугаш, обочина трассы Усть-Кан – Усть-Кокса, alt. 1150 м N 50°32.962' E 84°57.900' (О. Потемкин) (Е. Плуکش)
GUK-0109	Респ. Алтай, Усть-Коксинский р-н, луг при впадении р. Карагай в р. Кокса, alt. 1114 м N 50°26.56' E 84°45.54' (О. Потемкин)
GUK-9329	Респ. Алтай, граница Усть-Коксинского и Усть-Канского р-нов, пер. Кырлыкский, alt. 1476 м N 50°39.505' E 84°59.274' (О. Потемкин)
GUK-0607	Респ. Алтай, Усть-Канский р-н, верховье р. Кырлык, юж. макросклон, alt. 1476 м; N 50°45.75' E 84°55.38' (А. Каракулов)
ART-0903	Сев.-Вост. Казахстан, дол. р. Бухтарма, alt. 1521 м N 49°12.617' E 86°50.876' (И. Артемов)
ART-0951	Сев.-Вост. Казахстан, дол. р. Бухтарма, alt. 1543 м N 49°12.750' E 86°50.953' (И. Артемов)
KBU-0931	Сев.-Вост. Казахстан, дол. р. Бухтарма, окр. пос. Чингистай, alt. 942 м N 49°10.788' E 86°00.531' (Д. Герус)
KSA-0954	Сев.-Вост. Казахстан, хр. Южный Алтай, зап. макросклон, alt. 1719 м N 49°04.864' E 86°04.334' (Д. Герус)

Продолжение таблицы 9

1	2
CXI-1005	Китай, пров. Синьцзянь, Китайский Алтай, вверх по горной реке от пос. Алтай, крутой глыбистой каменистый склон; alt. 1399 м; N 47°58.857' E 88°13.518' (Н. Бадмаева)
MAJ-0564	Красноярский кр., Шушенский р-н, лесная поляна у Майнского водохранилища, alt. 355 м; N 52°55.873' E 91°28.547' (А. Агафонов, Д. Герус)
КНА-9559	Респ. Хакасия, Орджоникидзевский р-н, пойма р. Белый Июс, alt. 380 м, N 54°55.07' E 89°50.38' (А. Агафонов)
ABA-9558	Респ. Хакасия, окр. пос. Белый Яр, пойма р. Абакан; alt. 251 м N 53°38.105' E 91°25.499' (А. Агафонов)
SAU-9503 SAU-9504	Красноярский кр., Ермаковский р-н, окр. пос. Иджим, бер. р. Ус; alt. 823 м; N 52°29.11' E 93°26.22' (А. Агафонов)
SBI-9507	Красноярский кр., Ермаковский р-н, бер. р. Билелиг; alt. 867 м N 52°20.60' E 93°34.42' (А. Агафонов)
TUU-0776	Респ. Тыва, окр. пос. Хадын, Уюкский хр., сев. макросклон, дол. р. Арзан, злаково-разнотравная луговая степь; alt. 992 м; N 51° 54.255' E 93°41.752' (М. Полякова)
TSC-0577	Респ. Тыва, Тес-Хемский р-н, дол. р. Шуурмак, луг, речная терраса; alt. 1040 м N 50°44.310' E 095°18.821' (А. Агафонов, Д. Герус)
TUA-9592	Респ. Тыва, Тоджинский р-н, заповедник Азас, дол. р. Кара-Теш, 1,5 км выше впадения в р. Азас (Д. Шауло)
TUA-9691	Респ. Тыва, Тождинский р-н, оз. Азас (заповедник Азас), кордон Илги-Чул (Д. Шауло),
MON-9512	Сев. Монголия, хр. Хан-Хухэй на юг от оз. Убсу-Нур, дол. р. Мундехе, злаковая степь по юж. склон; alt. 1800 м N 49°19' E 94°15' (И. Артёмов)
KUL-1002	Иркутская обл., Слюдянский р-н, пос. Култук, побережье оз. Байкал, южный склон к трассе; alt. 517 м; N 51°43.886' E 103°42.775' (Е. Кобозева)
SLU-9716 SLU-9717	Иркутская обл., окр. г. Слюдянка, лесная просека ЛЭП на горе; alt. 630 м N 51°38.827' E 103°44.042' (А. Агафонов, Д. Герус)
SLU-9718 SLU-9719	Иркутская обл., окр. г. Слюдянка, луг у скалы, alt. 527 м; N 51°39.013' E 103°43.859' (А. Агафонов, Д. Герус)
SLU-1001 SLU-1002	Иркутская обл., Слюдянский р-н, на въезде в г. Слюдянка, горный луговой склон; alt. 456 м; N 51°41.300' E 103°41.636' (Е. Кобозева)
BUA-0570	Респ. Бурятия, Тункинский р-н, Тункинский хр., окр. пос. Аршан, лев. бер. р. Кынгарга; alt. 949 м; N 51°55.778' E 102°25.339' (А. Агафонов)
BUM-0571	Респ. Бурятия, Тункинский р-н, окр. пос. Монды, южн. макросклон Тункинского хр. каменистый бер. ручья; alt. 1738 м; N 51°42.610' E 100°59.967' (А. Агафонов)
GAR-0572	Респ. Бурятия, Окинский р-н, дол. р. Ока, правый приток р. Гарган, галечник у моста; alt. 1610 м; N 52° 05.966'; E 100°22.950' 4.09.05 (А. Агафонов)

Продолжение таблицы 9

1	2
BIR-0573	Респ. Бурятия, Тункинский р-н, лесная поляна рядом с галечником р. Иркут, 5 км выше пос. Монды, alt. 1345 м; N 51°41.105' E 100°56.650' (А. Агафонов)
BUK-1108	Респ. Бурятия, окр. пос. Малый Куналей, из лесной популяции alt. 750 м; N 50°32.762' E 107°47.435' (А. Агафонов)
BUD-0774 BUD-0775	Респ. Бурятия, Джиргинский р-н, дол. р. Торейка, опушка лиственничного леса alt. 1063 м; N 50°35.016' E 104°53.171' (Н. Бадмаева)
СНІ-9304	Забайкальский кр., Калгинский р-н, 9 км севернее пос. Доно (Н. Ермаков)
СНІ-9305	Забайкальский кр., Нерчинско-Заводской р-н, южные окр. пос. Солонечная (Н. Ермаков) 1993
СНІ-9712	Забайкальский кр., Газзаводской р-н, верховья р. Уйда, окр. с. Нижняя Шахтама, степной луг, alt. 739 м N 51°24.30' E 117°40.93' (О. Костерин)
СНІ-9713	Забайкальский кр., Агинский Бурятский АО, галечник бер. р. Онон, 7 км зап. пос. Нижний Цасучей, alt. 739 м N 50°31.46' E 115°1.27' (О. Костерин)
СНІ-9714	Забайкальский кр., Газзаводской р-н, дол. ручья Половинный, впадение в р. Аргунь выше р. Будюмкан, alt. 400 м N 52°38.98' E 120°1.56' (О. Костерин)
СНІ-9715	Забайкальский кр., Газзаводской р-н, луговая степь на южных склонах дол. р. Будюмкан близ заставы Урюпино, alt. 439 м N 52°42.61' E 120°1.79' (О. Костерин)
СНІ-9716	Забайкальский кр., Газзаводской р-н, крутые склоны в дол. р. Будюмкан, у места впадения в р. Аргунь близ заставы Урюпино (О. Костерин)
СНІ-9720	Забайкальский кр., Нерчинско-Заводской р-н, окр. пос. Нерчинский Завод, дол. прав. притока р. Серебрянка, луг на южном склоне (О. Костерин)
JAC-9648	Респ. Саха (Якутия), Олекминский улус, р. Лена, р. Большая Черепаниха, пойменные луга. Гербарий АГУ (ALTB), Барнаул (П.В. Голяков)
HAB-9013	Хабаровский кр., окр. г. Хабаровск (О. Потемкин)
ВКА-8610 ВКА-0961 ВКА-0962	Приморский кр., окр. г. Большой Камень, южный склон сопки, подножье каменистых осыпей, alt. 38 м; N 43°7.653' E 132°24.961', alt. 41 м; N 43°7.513' E 132°25.133' (А. Агафонов)
KEL-9632	Камчатский кр., Елизовский р-н, окр. г. Елизово, луг в дол. р. Половинка, alt. 42 м; N 53° 11.160' E 158° 22.054' (А. Агафонов)
КАМ-9698	Камчатский кр., Мильковский р-н, окр. пос. Пушино, луг в дол. р. Камчатка; alt. 320 м; N 54° 10.310' E 157° 58.57' (А. Агафонов)
H10450	Камчатский кр., Быстринский р-н, пос. Эссо, бер. р. Уксичан; alt. 490 м; N 55° 55.613' E 158° 41.182' (В. Salomon, А. Агафонов)
H10454	Камчатский кр., Быстринский р-н, сев.-вост. от пос. Эссо, бер. р. Быстрая; alt. 470 м N 55° 56.099' E 158° 43.696' (В. Salomon, А. Агафонов)
H10457	Камчатский кр., Быстринский р-н, сев.-зап. от пос. Эссо, крутой луговой горный склон; alt. 626 м N 55° 55.945' E 158° 41.275' (В. Salomon, А. Агафонов)

Продолжение таблицы 9

1	2
Н10465	Камчатский кр., Быстринский р-н, 2 км южнее пос. Эссо, крутой луговой горный склон; alt. 630 м N 55° 54.815' E 158° 43.851' (B. Salomon, A. Агафонов)
Н10469	Камчатский кр., Быстринский р-н, 1 км южнее пос. Эссо, остепненный луг, обочина грунтовой дороги; alt. 550 м, N 55° 55.014' E 158° 42.116' (B. Salomon, A. Агафонов)
Н10462	Камчатский кр., Быстринский р-он, 14 км юго-восточнее пос. Анавгай, граница смешанного леса у гидроэлектростанции alt. 550 м, N 55° 59.978' E 159° 8.236' (B. Salomon, A. Агафонов)

3.2.2. Анализ изменчивости морфологических признаков

E. gmelinii характеризуется прямостоячими колосьями с 9-11 цветками в колоске, зачастую имеющими антоциановую окраску. С помощью стереомикроскопа Carl Zeiss Stereo Discovery V4 получены изображения морфологических состояний НЦЧ у 42 образцов из 20 популяций биотипов *E. gmelinii* из разных географических точек.

Выявлена тенденция в повышении частоты встречаемости гладких НЦЧ в восточной части ареала вида, в то время как для юга Сибири характерны жестко-шиповатые НЦЧ (Кобозева и др., 2011). Тем не менее, популяционный анализ показал наличие в южной части Сибири редких особей с гладкими НЦЧ, или покрытыми редкими, средней густоты и частыми щетинками НЦЧ. Приморский край также характеризуется наличием образцов с единичными или редкими шипиками и средней густоты щетинками на НЦЧ (рис. 17).

Нижние и верхние цветковые чешуи спелых зерновок *E. gmelinii* могут иметь желтовато-коричневую (рис. 17, 1, 4), серую от сизого налета (рис. 17, 3) и в разной степени антоциановую окраску (рис. 17, 2, 6, 7) вне зависимости от их географического места произрастания. Последний признак в значительной степени зависит от экологических условий и проявляется при сильной инсоляции и (или) при незначительных заморозках в период созревания колосьев. Как известно, его проявление является адаптивной реакцией растений на

абиотические факторы. К стадии полного созревания антоциановая окраска может исчезать под воздействием яркого света.



Рис. 17. Типы трихом на нижних цветковых чешуях у образцов *E. gmelinii* из разных точек ареала.

1. GAC-8924 – Респ. Алтай; **2.** TUU-0776 – Респ. Тыва; **3.** SLU-1001 – Иркутская обл.; **4.** BUD-0774 – Респ. Бурятия; **5.** НАВ-9013 – Хабаровский кр.; **6.** ВКА-0901 – Приморский кр.; **7.** KES-9650 – п-ов Камчатка. 1, 3, 4 – частые короткие щетинки по всей поверхности НЦЧ; 2, 5, 6 – голые гладкие НЦЧ; 7 – редкие шипики по жилкам НЦЧ.

Нижние и верхние цветковые чешуи спелых зерновок *E. gmelinii* могут иметь желтовато-коричневую (рис. 17, 1, 4), серую от сизого налета (рис. 17, 3) и в разной степени антоциановую окраску (рис. 17, 2, 6, 7) вне зависимости от их географического места произрастания. Последний признак в значительной степени зависит от экологических условий и проявляется при сильной инсоляции и (или) при незначительных заморозках в период созревания колосьев. Как известно, его проявление является адаптивной реакцией растений на абиотические факторы. К стадии полного созревания антоциановая окраска может исчезать под воздействием яркого света.

Морфология ВЦЧ у видов рода *Elymus* является одним из важнейших таксономических критериев. Ранее была изучена изменчивость формы ВЦЧ у

видов рода *Elymus* с разной геномной конституцией (StY, StH, StHY), произрастающих на территории Азиатской России (Кобозева, 2012). В частности для StY-геномных видов наиболее характерна широко-округлая и округлая форма ВЦЧ, реже встречается широко-выемчатая и вильчатая форма. *E. gmelinii* ВЦЧ к верхушке сужающиеся, почти равные НЦЧ, по килям с крепкими и длинными, равномерно расставленными шипиками (ресничками ВЦЧ), между килями грубошероховатые, тонкошиповатые или в верхней части коротковолосистые (Пробатова, 1985; Пешкова, 1990). Форма ВЦЧ у *E. gmelinii* заметно варьирует (рис. 18). Наиболее часто встречается округлая (рис. 18, 1), вильчатая (рис. 18, 2), реже округло-скошенная форма ВЦЧ (рис. 18, 3), иногда широко-усеченная (рис. 4, 4), узко-выемчатая, широко-выемчатая (рис. 18, 5), заостренная (рис. 18, 6), суженно-скошенная и широко-округлая (рис. 18, 7).

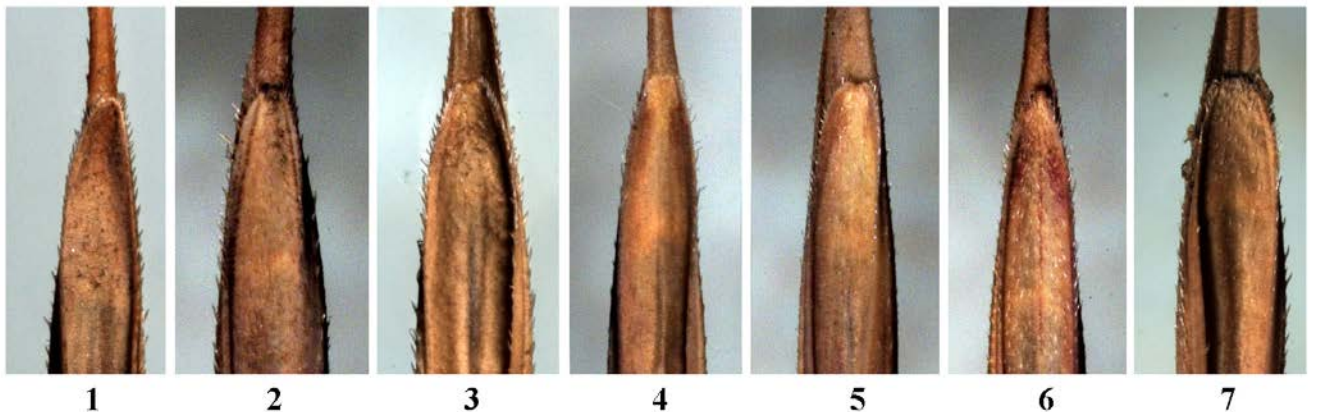


Рис. 18. Форма и выраженность трихом ВЦЧ у образцов из разных точек ареала. **1.** АКА-0311 – Респ. Алтай; **2.** SLU-1001 – Иркутская обл.; **3.** BUD-0774 – Респ. Бурятия; **4.** НАВ-9013 – Хабаровский кр.; **5.** ВКА-0901 – Приморский кр.; **6.** KES-9650 – п-ов Камчатка; **7.** GAR-0572 – Респ. Бурятия.

Также нами был изучен признак наличия ресничек на НЦЧ и ВЦЧ. Реснички на НЦЧ в основном отсутствовали, за исключением одного образца из Бурятии BUD-0774 (рис. 18, 3), у которого были обнаружены единичные средней длины реснички НЦЧ. Реснички на ВЦЧ присутствовали практически у всех изученных образцов (рис. 18), представленные разными трихомами (от щетинок средней плотности до частых волосков средней длины), за исключением одного образца из

Бурятии, у которого реснички ВЦЧ отсутствовали. Вместе с тем, самыми длинными ресничками ВЦЧ обладал также образец из Бурятии (BUD-0775).

Опушение КЧ – малоизменчивый признак. Он характеризуется прижатыми мелкими шипиками или щетинками по жилкам, в основном средней или частой густоты; редкими шипиками обладают образцы с п-ва Камчатка. Отмечены существенные различия между отдельными природными образцами *E. gmelinii* по относительной длине КЧ. В целом, коэффициент соотношения КЧ и НЦЧ ($k = l_{\text{КЧ}} / l_{\text{НЦЧ}}$) у *E. gmelinii* варьирует от 0.6–0.7 до 0.9–1.0. Причем эти различия могут существовать как между географически отдаленными биотипами, так и внутри некоторых локальных популяций (рис. 19), как например в южно-бурятской популяции BUD-07. Также, по этому признаку были изменчивы образцы с п-ова Камчатка (k варьирует от 0.6–0.7 до 0.8–0.9). Самыми длинными КЧ ($k = 0.9–1.0$) обладали образцы из Бурятии, из Приморского края и Китая.



Рис. 19. Относительная длина колосковых чешуй *Elymus gmelinii*: южная часть Бурятии **1.** BUD-0774 ($k = 0.7–0.8$) и **2.** BUD-0775 ($k = 0.9–1.0$); **3.** Восточный Казахстан ART-0951 ($k = 0.7–0.8$); **4.** Приморский край ВКА-0962 ($k = 0.9–1.0$).

Признак опушения ЧКО указывается в диагнозах видов StY-геномной группы, но не используется при разграничении видов. Тогда как среди StH-геномной группы рода данный признак в совокупности с другими играет существенную роль для различения некоторых видов, в частности: *E. trachycaulus* (Link) Gold et

Shinners и *E. novae-angliae* (Scribn.) Tzvelev, *E. kamczadalarum* (Nevski) Tzvelev и *E. charkeviczii* Probat.

В диагнозах *E. gmelinii*, ЧКО густоволосистые для Дальнего Востока (Пробатова, 1985), но для Сибири ЧКО покрыты густыми, но короткими шипиками (Пешкова, 1990). Проанализировав растения по данному признаку, мы пришли к выводу, что нет значительного разграничения опушения ЧКО у сибирских и дальневосточных образцов *E. gmelinii*. Сибирские образцы представлены в основном с опушенными в разной степени ЧКО, тогда как среди дальневосточных (в Хабаровском и Приморском краях) образцов встречались как опушенные (густо-щетинистые), так и практически голые (с единичными щетинками) ЧКО (рис. 20).



Рис. 20. Опушение ЧКО *Elymus gmelinii* из разных точек ареала: **1.** TSH-0577 – Респ. Тыва; **2.** BUD-0775 – Респ. Бурятия; **3.** SLU-1001 – Иркутская обл.; **4.** НАВ-9013 – Хабаровский кр.; **5.** ВКА-8610 – Приморский кр.; **6.** KES-9650 – п-ов Камчатка.

Опушение узлов стебля *E. gmelinii* характеризовалось очень короткими волосками для растений с Дальнего Востока России (Пробатова, 1985), но этот признак не указывался в качестве диагностического для растений из Сибири (Пешкова, 1990). Наши исследования опушения УС из разных точек ареала показали, что растения с волосистыми в разной степени УС произрастают на Дальнем Востоке, в т.ч. на п-ове Камчатка. Тогда как в Горном Алтае,

Красноярском крае, Тыве, Забайкальском крае, частично в Бурятии и Казахстане произрастают образцы с голыми гладкими УС.

Влагалища верхних листьев перед колосом у всех образцов были голыми, гладкими и безреснитчатыми, за исключением образца из Забайкальского края (СНІ-0920), у которого были обнаружены реснички по краю влагалища в виде средней плотности коротких волосков. По цвету, влагалища могли быть зеленые и сизые, тогда как листовые пластинки в зависимости от цвета влагалищ не различались и имели зеленый или серо-зеленый цвет. Ширина ЛП варьирует от 6 до 14 мм. Более узкими ЛП отличаются образцы с п-ова Камчатка 6-8 (10) мм. Наиболее широкими ЛП характеризуются казахстанские образцы (12-14 мм). Влагалища нижних листьев были изучены у меньшего числа образцов (табл. 10) и, были обнаружены только коротко- и длинноволосистые с разной степенью плотности опушения.

Большинство природных особей вида во всех местообитаниях имеют длинно- или коротковолосистые верхние поверхности листовых пластинок (рис. 21), тогда как образец СХІ-1005 из Китайского Алтая был с очень мелкошиповатыми в.п. ЛП. Наиболее изменчивыми оказались образцы бурятского происхождения, среди которых встречались особи с редкими шипиками. Так же среди бурятских, тывинских и приморских образцов обнаружены особи со средней плотностью щетинистыми в.п. ЛП. Образец из Забайкальского края СНІ-0920 был с абсолютно голой гладкой в.п. ЛП.

Нижние поверхности ЛП у большинства образцов голые и шероховатые от мелких шипиков по жилкам (рис. 22), а иногда и между жилками (BUD-0775). Н.п. ЛП также обладают существенным полиморфизмом по опушению. С различным опушением были образцы из Иркутской обл., среди которых были растения с абсолютно голыми, шиповатыми и волосистыми н.п. ЛП. С опушенными н.п. ЛП обнаружены образцы из различных точек ареала: Красноярского края, Тывы, Бурятии, Казахстана. Морфологический анализ растений, выращенных на опытных делянках, показал, что признаки характера опушения НЦЧ и ЛП имеют наследственный контроль и не зависят от условий

среды. Это свидетельствует о том, что данные признаки могут быть использованы для построения внутривидовой таксономической системы, т.е. для выделения подвидов и разновидностей.

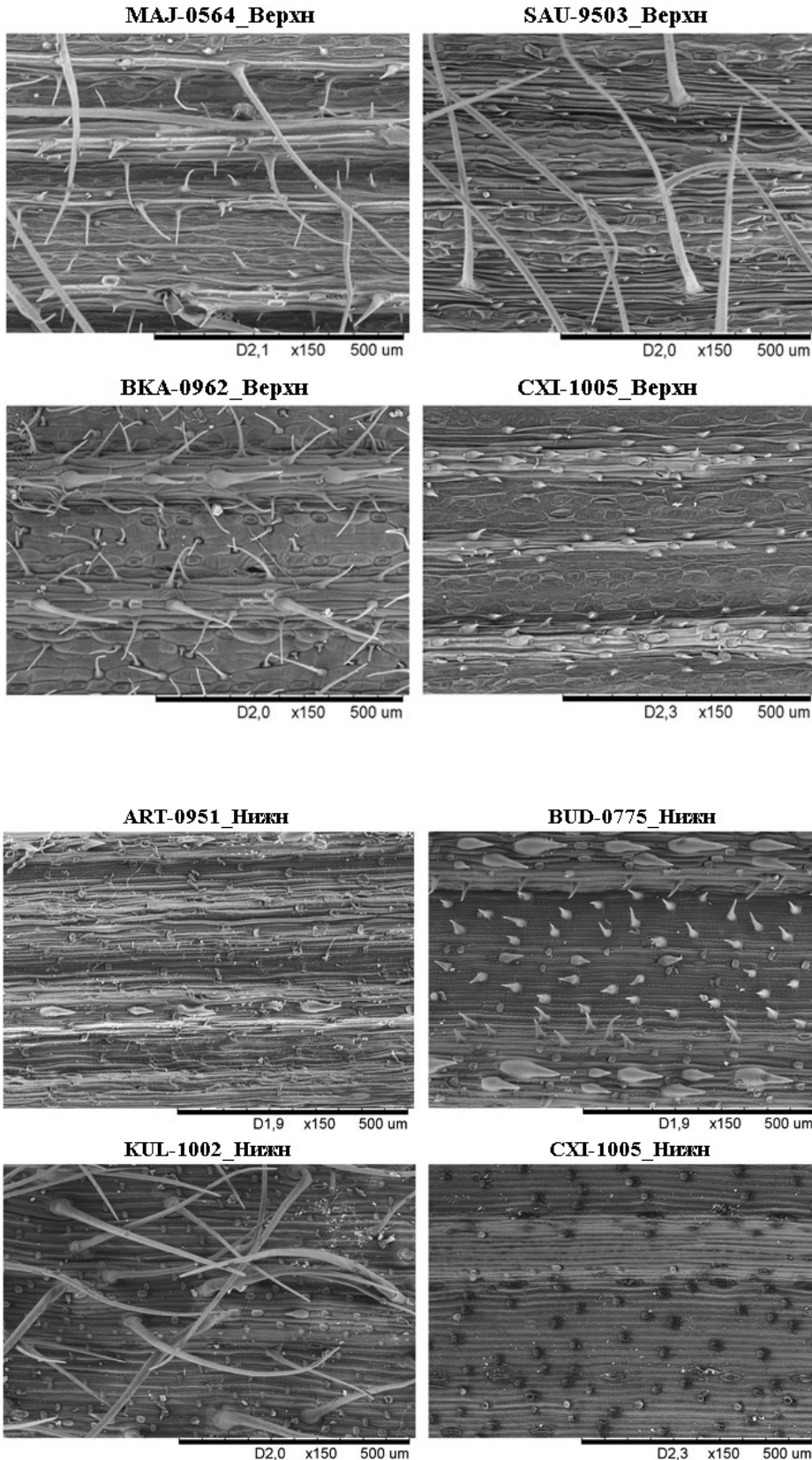


Рис. 21. Изображения верхних поверхностей ЛП растений у образцов *E. gmelinii* MAJ-0564 и SAU-9503 (Красноярский кр.); ВКА-0962 (Приморский кр.); СХИ-1005 (Китайский Алтай).

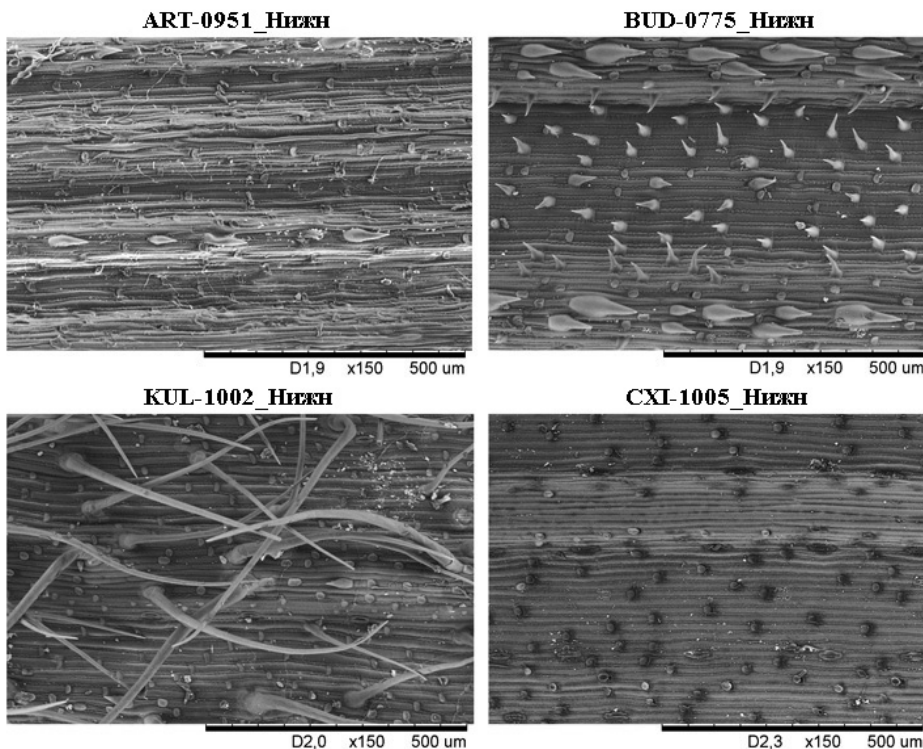


Рис. 22. Изображения нижних поверхностей ЛП растений у образцов *E. gmelinii* ART-0951 (Казахстан); BUD-0775 (Бурятия); KUL-1002 (Иркутская обл.); СХИ-1005 (Китайский Алтай).

Таблица 10

Типичные и отклоняющиеся формы *E. gmelinii* из разных точек ареала

Район сбора	№	Код образца	$k= k_1 / k_2 $	Опушение КЧ	Опушение НЦЧ	Опушение ВЦЧ ресничч-ками	Опушение ЧКО	Опушение нижних листовых влагалищ	Наличие ресничек; цвет листовых влагалищ	Ширина ЛП перед колосом, мм	Опушение в.п. ЛП	Опушение н.п. ЛП	Опушение УС
I	1	ART-0903	0.9-1.0	4++	4++	4++	3++	?	0; зел.	12-13	5++++	0	0
	2	ART-0951	0.9-1.0	3+	3+	3+++	3++	?	0; зел.	12-13	5++++	гол., шерох.	0
	3	KBU-0931	0.8-0.9	3++	4++	3+++	3++	?	0; зел.	13-14	5++++	гол., шерох.	0
	4	KSA-0954	0.7-0.8	2+	4++	3++	3++	?	0; зел.	13-14	5++++	3+	0
II	5	ABE-0675	0.8-0.9	4+	4+	3+++	3++	?	0; сиз.	10-11	5++++	гол., шерох	0
	6	AUS-1013	0.8-0.9	3+	4++	3+++	3+++	2++++	0; зел.	8-9	5++++	гол., шерох	0
III	7	MAI-0564	0.8-0.9	3++	4++	4+++	3++	?	0; зел.	10-11	5++++	3++	0
	8	TUU-0776	0.8-0.9	4++	3+	4+++	3++	?	0; зел.	10-11	5++++	гол., шерох	0
IV	9	TSH-0577-1	0.8-0.9	3+	4++	4+++	3++	?	0; зел.	12-13	3++	гол., шерох	0
	10	TSH-0577-2	0.8-0.9	3+	4++	4+++	3++	?	0; зел.	9-10	5++++	3+++	0
V	11	KUL-1002	0.9-1.0	3++	4+	2+++	3++	3+++	0; зел.	12-13	5++++	3++++	0
	12	SLU-10-1	0.7-0.8	3+	3+	2+++	3++	3+++	0; сиз.	11-12	2+	0	0
	13	SLU-10-2	0.7-0.8	3+	3++	2+++	3++	3+++	0; сиз.	11-12	3++	3+	0
VI	14	BUD-0774-1	0.7-0.8	3+	4++	0	4++	?	0; зел.	11-12	2+	гол., шерох.	0
	15	BUD-0774-2	0.8-0.9	4+	4+	4++	4++	?	0; зел.	11-12	2+	гол., шерох.	0
	16	BUD-0775-1	0.8-0.9	3+	2+	3++++	2++	?	0; зел.	11-12	5++++	гол., шерох	2+++
	17	BUD-0775-2	0.9-1.0	4+	2+	4+++	2++	?	0; зел.	11-12	5++++	гол., шерох	2+++
VII	18	CHI-0920	0.8-0.9	3++	3++	3+++	3++	?	3+++; зел.	10-11	0	0	0
VIII	19	BKA-0961	0.7-0.8	3++	1+	3+++	0	?	0; зел.	10-11	5++++	гол., шерох.	2+++
	20	BKA-0962	0.7-0.8	3+	0	3+++	3++	?	0; зел.	11-12	4+++	0	2+++
IX	21	H 10440	0.7-0.8	2+	2+	4+++	4++	5++++	0; зел.	6-7	5+++	0	4+++
	22	H 10446	0.7-0.8	3+	2+	4+++	4++	5++++	0; зел.	9-10	5++++	гол., шерох.	4+++
	23	H 10454	0.7-0.8	2+	2+	4+++	4++	5++++	0; зел.	6-7	5+++	0	4+++
	24	H 10457	0.6-0.7	2++	3++	3++	4++	5++++	0; зел.	7-8	5++++	гол., шерох.	4+++
	25	H 10462	0.8-0.9	2+	2+	4+++	4++	5++++	0; зел.	7-8	5+++	гол., шерох.	2+++

Условные обозначения к табл. 7:

Районы сбора образцов: I – Респ. Казахстан; II – Горный Алтай; III – Красноярский кр.; IV – Респ. Тыва; V – Иркутская обл.; VI – Респ. Бурятия; VII – Забайкальский край; VIII – Дальний Восток; IX – п-ов Камчатка.

Оценка плотности трихом в баллах:

0-отсутствуют; 1-единично присутствуют; 2-редкие; 3-средние; 4-частые; 5-очень густые.

Обозначения трихом (используемые в кратких сравнительных таблицах):

+ шипики; ++ щетинки; +++ волоски (короткой или средней длины); ++++ очень длинные волоски. ? – не оценивалось.

Одновременно найдены формы, у которых отмечена изменчивость плотности колоса внутри одного растения. Изменение этого признака существует как в сторону уплотнения колосьев, так и в сторону более рыхлого расположения колосков в колосе (рис. 23).



Рис. 23. Различные по плотности колосья одного растения ART-0903.

Внешне такие уплотненные колосья *E. gmelinii* могут быть очень похожи на StNY-геномный вид *E. dahuricus* Turcz. ex Griseb., имеющий более плотный колос с расположением двух колосков на уступе, в отличие от одноколоскового *E. gmelinii*, который только в редких случаях имеет по два колоска, и только в

нижней части колоса. Надежным критерием их филогенетической отдаленности является различный набор хромосом (геномная конституция). *E. dahuricus* является гексаплоидным видом (геномная формула StHY, $2n = 42$), тогда как *E. gmelinii* имеет тетраплоидный набор хромосом (StY, $2n = 28$) (Соколовская, Пробатова, 1976; Пробатова, Соколовская, 1982).

При сравнении *E. gmelinii* с тетраплоидами StY-геномной группы, особи с аномально плотными колосьями имеют сходство и могут быть приняты за другой вид *E. fedtschenkoi* Tzvelev, поскольку диагностический признак отклоняющихся остей НЦЧ проявляется только на стадии созревания колосьев (рис. 24). Хотя типичные образцы *E. fedtschenkoi* отличаются от *E. gmelinii* более крупными пыльниками (2.7–4 мм дл.), НЦЧ довольно густо и равномерно покрытыми более тонкими шипиками, переходящими в волоски и более широкими КЧ (обычно 2.2–3.2 мм шир.) (Цвелев, Пробатова, 2010).



Рис. 24. Зрелые колосья типичных образцов *E. gmelinii*, *E. fedtschenkoi*, *E. pendulinus*:

- 1.** *E. gmelinii* (КВU-0931) – Северо-Восточный Казахстан, дол. р. Бухтарма, окр. пос. Чингистай;
- 2.** *E. fedtschenkoi* (KSA-0935) – Северо-Восточный Казахстан, хр. Южный Алтай, зап. макросклон;
- 3.** *E. pendulinus* (СНЕ-1002) – Респ. Алтай, Чемальский р-н, окр. пос. Чемал, правый бер. р. Катунь, скалистая тропа.

Также выявлено, что особи *E. gmelinii* с типично расположенными колосками в колосе могут иметь внешнее сходство с *E. pendulinus*. Во влажных условиях лесов Южной Бурятии нами найдены образцы *E. gmelinii*, при созревании колосьев которых ости НЦЧ не отклоняются в стороны, что является редким случаем для *E. gmelinii*, но типичным для *E. pendulinus*. При этом отмечены образцы *E. pendulinus* из Приморского края, имеющие отогнутые ости и морфологически сходные с *E. gmelinii* (рис. 25).



Рис. 25. 1. Ости НЦЧ у спелого колоса *E. gmelinii* (ВУК-1108) не отклоняются в стороны (Южная Бурятия, окр. пос. Малый Куналей, березовый лес); **2.** Ости НЦЧ у спелого колоса *E. pendulinus* отклоняются в стороны (Приморский край, Хасанский р-он территория Морской экспериментальной станции ТИБОХ ДВО РАН, обочина грунтовой дороги).

Сходство некоторых форм *E. gmelinii*, *E. fedtschenkoii* и *E. pendulinus* на одинаковых стадиях онтогенеза, возможно, объясняется широким диапазоном генотипической изменчивости и влиянием условий произрастания. При этом

нельзя исключить последствия межвидовых интрогрессивных процессов, но для подтверждения этой гипотезы необходимы дополнительные исследования.

Таким образом, при описании или выделении самостоятельного вида недостаточно какого-либо одного критерия, поскольку ни один из критериев, в т.ч. основополагающий морфологический, не является исчерпывающим. Эколого-географический критерий вида применить довольно сложно из-за необходимости выделения особенностей экологических связей биоценозов и расплывчатости границ экотопов. Поэтому для морфологически отклоняющихся форм необходимо проводить дополнительные исследования с целью установления их происхождения, прежде чем описывать на их основе новый вид. При этом необходимо использовать все доступные критерии вида, которые бы позволили более или менее обоснованно судить о ранге МОФ.

3.2.3. Анализ изменчивости биохимических признаков

Нами проводился сравнительный электрофоретический анализ полипептидных спектров белков запасных белков эндосперма (проламин-глютелинового комплекса) у *E. gmelinii*. Поскольку в природных условиях чаще всего встречаются одиночные растения этого вида или микропопуляции с невысокой численностью (чаще всего семейного типа). Нами анализировались выборочные растения (образцы) из конкретных популяций. Было изучено 82 образца *E. gmelinii* из разных географических точек Азиатской России.

В первом опыте проверялась изменчивость *E. gmelinii* в пределах Горного Алтая и прилегающих точках Алтайского края. Результаты морфологического изучения образцов этого полиморфного вида из мест близкого и совместного произрастания с *E. fedtschenkoi* не дают ответа на вопрос о степени родства и возможности межвидовой интрогрессии. По данным электрофоретического анализа популяции *E. gmelinii* в Горном Алтае на всем фрагменте ареала обладают отчетливой специфичностью по полипептидным спектрам белков эндосперма в сравнении с *E. fedtschenkoi* (рис. 26). При этом взятый в сравнительный анализ

образец *E. fedtschenkoi* AUK-9806 (Кош-Агачский р-н, плоскогорье Укок) значительно отличался по компонентному составу спектра (рис. 26, трек 20). Дендрограмма сходства, построенная по полипептидам в диапазоне ОЭП 20-55 ед., подтвердила эти межвидовые различия. Вместе с тем, наличия пары общих высокомолекулярных компонентов (указаны стрелками) оказалось достаточным, чтобы образец *E. fedtschenkoi* AUK-9806 попал в общую кладу с группой биотипов с *E. gmelinii*. Прямой гибридологический анализ с привлечением типичных биотипов двух видов, вероятно, может дать более точный ответ на вопрос о возможности интрогрессии между *E. gmelinii* и *E. fedtschenkoi*.

В целом, наибольшим сходством по компонентам спектров у *E. gmelinii* обладали биотипы с близким географическим местонахождением, но по мере возрастания дистанции число общих компонентов уменьшалось. Если в пределах Горного Алтая все биотипы отчетливо перекрывались по компонентному составу, то при более широком географическом охвате биотипов увеличивался размах полиморфизма (рис. 26–29).

Образцы *E. gmelinii* из Бурятии (рис. 27, 28), Иркутской обл. и Забайкальского края (рис. 28) показали существенный полиморфизм по белковым субъединицам. Если уровень различий между образцами в пределах всего Горного Алтая укладывался в величину 19 ед., то различия между 4-мя образцами из окр. г. Слюдянка составляет 21 ед., а изменчивость читинских образцов превышает 30 ед. Эти результаты согласуются с данными о пределах морфологической изменчивости.

Спектры образцов с п-ва Камчатка (рис. 29) обладали рядом общих компонентов, но при этом, спектрально, несколько отличались от других образцов *E. gmelinii* из Сибири, северной Монголии, Хабаровского и Приморского краев. Это согласуется как с относительно однородными морфологическими признаками образцов Камчатского происхождения, так и с их морфологическими отличиями от *E. gmelinii* из других мест произрастания.

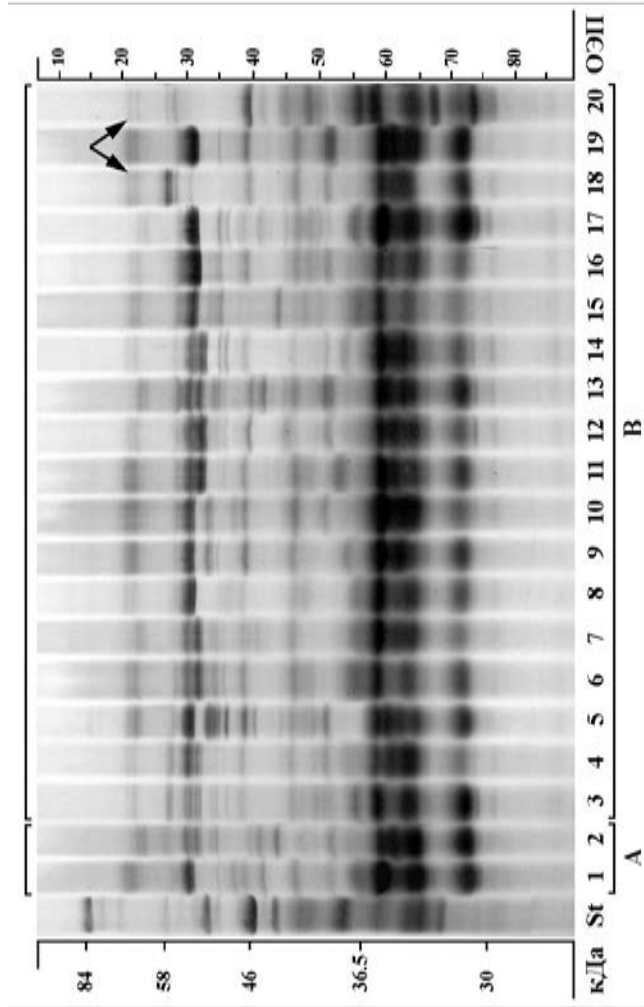


Рис. 26а. SDS-электрофореграмма запасных белков эндосперма образцов *E. gmelinii* из Алтайского края (**A**), Респ. Алтай (**B**) и образца *E. fedtschenkoi* АУК-9806 (**20**) (пл. Укок, Респ. Алтай) в варианте +Me; кДа – ориентировочная шкала молекулярных масс; ОЭП – шкала относительной электрофоретической подвижности; St – эталонный спектр линии *E. sibiricus* ALT-8401. Полипептидные спектры отдельных зерновок с природных растений.

A: 1 ALS-9719; 2. ALI-9715;

B: 3. АКА-0311; 4. GAC-8924; 5. ABE 0675; 6. ALT-9402; 7. ASH-8929; 8. ATU-8928; 9. AKR-9403; 10. ACH-8916; 11. GAJ-8914; 12. GAJ-8915; 13. GUK-0108; 14. GUK-0109; 15. GUK-9329; 16. GUK-8802; 17. GUK-9329; 18. GAA-8913; 19. GAA-8914; 20. АУК-9806.

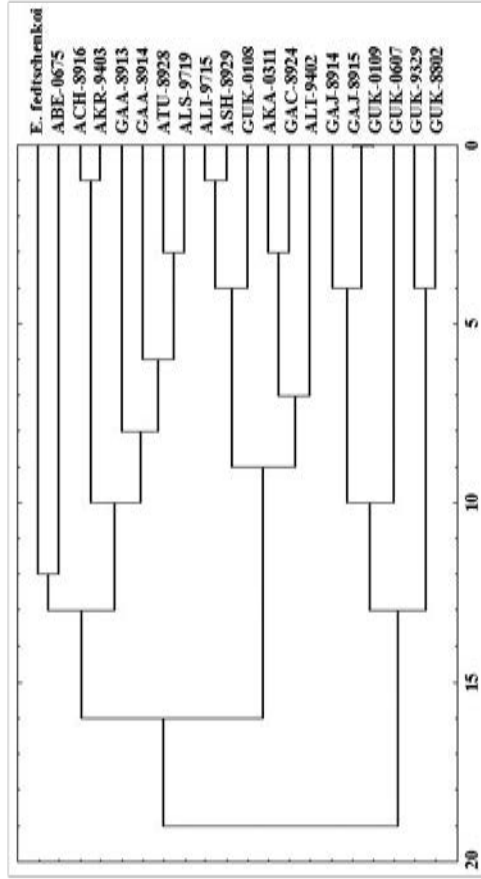


Рис. 26б. Дендрограмма сходства *E. gmelinii* и *E. fedtschenkoi*, построенная по полипептидам в диапазоне ОЭП 20–55 ед. методом “полной связи” с использованием коэффициента Manhattan distance.

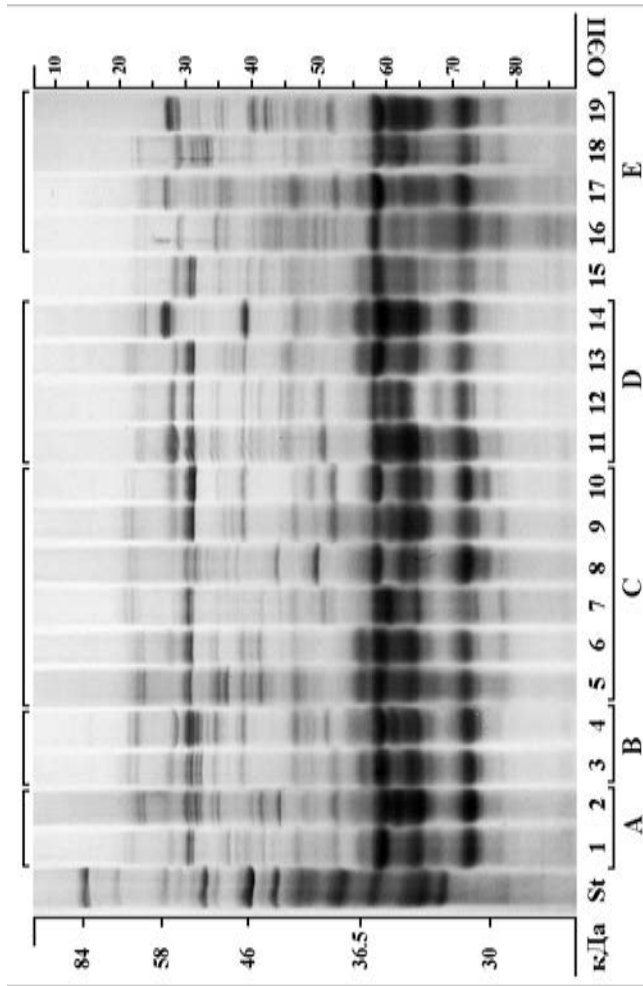


Рис. 27а. SDS-электрофореграмма запасных белков эндосперма образцов *E. gmelinii* из Алтайского края (A), Респ. Алтай (B), Красноярского края (C), Респ. Тыва (D), Северной Монголии (E) и Респ. Бурятия (E). Поллипептидные спектры отдельных зерновок природных образцов. Вариант +Me.

A: 1 ALS-9719; 2. ALI-9715;

B: 3. AKA-0311; 4. ABE-0675;

C: 5. SAU-9503; 6. SAU-9504; 7. SBI-9507; 8. ABA-9558; 9. KHA-9559; 10. MAJ-0564;

D: 11. TUU-0776; 12. TUA-9691; 13. TUA-9592; 14. TSC-0577;

E: 16. GAR-0572; 17. BIR-0573; 18. BUA-0570; 19. BUD-0774.

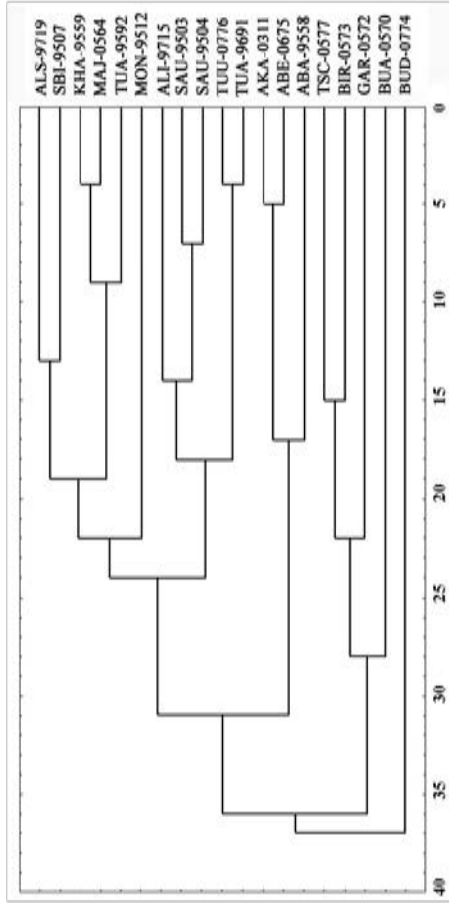


Рис. 27б. Дендрограмма сходства *E. gmelinii*, построенная по полипептидам в диапазоне ОЭП 20–55 ед. методом “полной связи” с использованием коэффициента Manhattan distance.

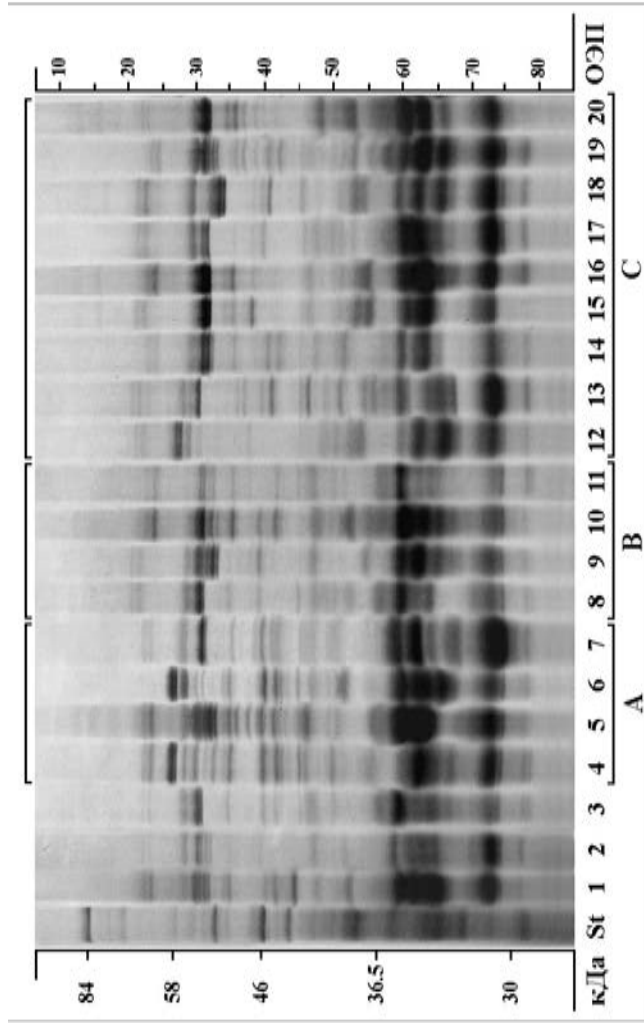


Рис. 28а. SDS-электрофореграмма запасных белков эндосперма выборочных образцов *E. gmelinii* из Алтайского края (1), Респ. Алтай (2), Северной Монголии (3), Респ. Бурятия (А), Иркутской обл. (В) и Забайкальского края (С). Полипептидные спектры отдельных зрнунков природных образцов. Вариант +Мс.

1. ALL-9715; 2. ABE-0675; 3. MON-9512;
 А: 4. BUM-0571; 5. BUA-0570; 6. BUD-0774; 7. BUD-0775;
 В: 8. SLU-9716; 9. SLU-9717; 10. SLU-9718; 11. SLU-9719;
 С: 12. CHI-9712; 13. CHI-9713; 14. CHI-9714; 15. CHI-9715; 16. CHI-9716; 17. CHI-8600; 18. CHI-9304; 19. CHI-9305; 20. CHI-9720.

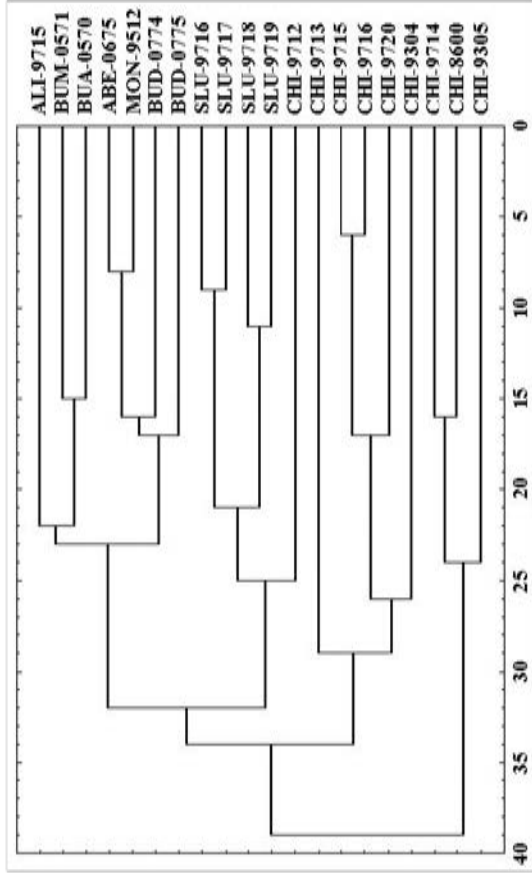


Рис. 28б. Дендрограмма сходства *E. gmelinii*, построенная по полипептидам в диапазоне ОЭП 20–55 ед. методом “полной связи” с использованием коэффициента Manhattan distance.

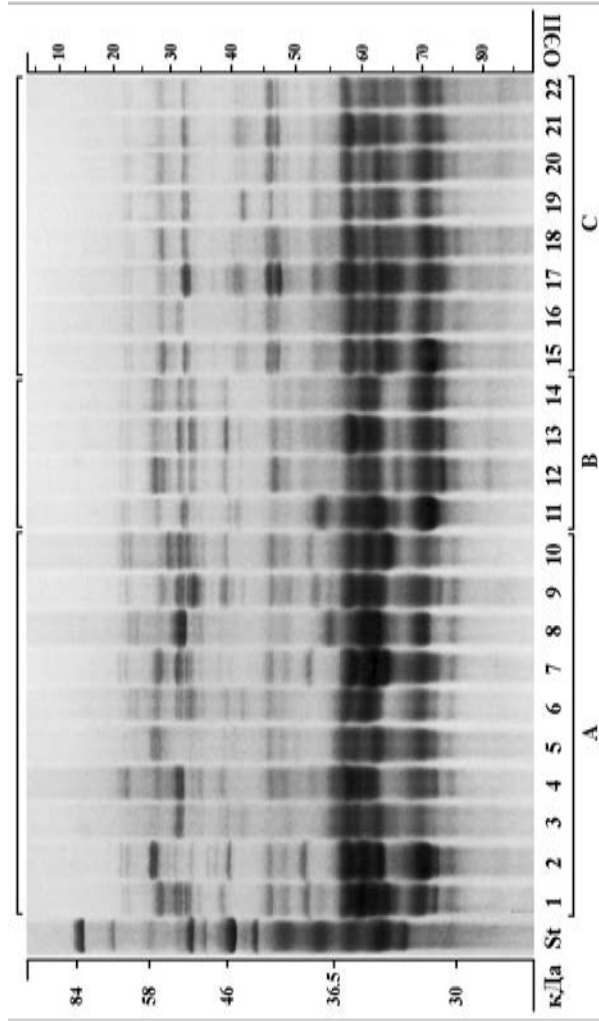


Рис. 29а. SDS-электрофореграмма запасных белков эндосперма выборочных образцов *E. gmelinii* из разных точек Сибири и северной Монголии (А), Хабаровского и Приморского краев (В) и п-ва Камчатки (С). Полипептидные спектры отдельных зерновок природных образцов. Вариант +Me.

А: 1. ABE-0675; 2. TSC-0577; 3. MON-9512; 4. SLU-9719; 5. KUL-1002; 6. BUA-0570; 7. BUK-1108; 8. СНП-9716; 9. СНП-0920; 10. JAC-9648;

В: 11. НАВ-9013; 12. ВКА-0961; 13. ВКА-0962; 14. ВКА-8610;

С: 15. КЕЛ-9632; 16. КАМ-9698; 17. Н10450; 18. Н10454; 19. Н10457; 20. Н10462; 21. Н10465; 22. Н10469.

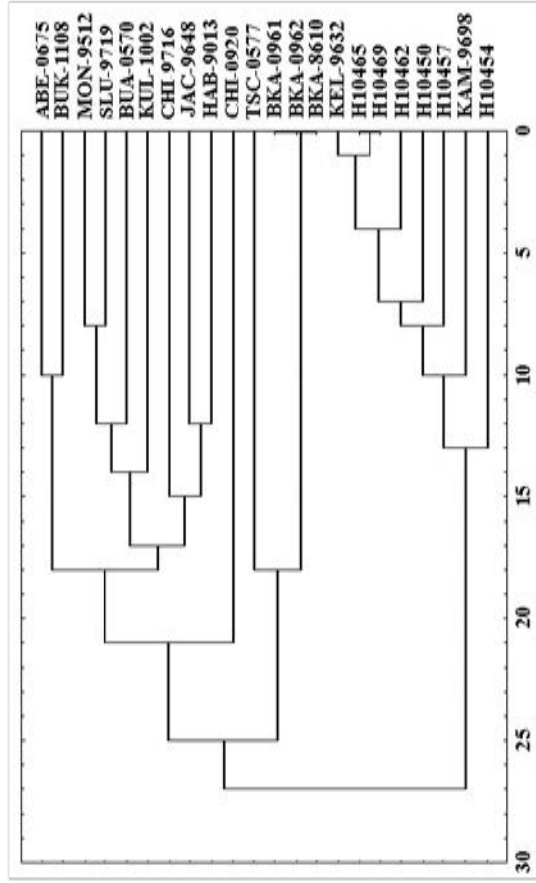


Рис. 29б. Дендрограмма сходства *E. gmelinii*, построенная по полипептидам в диапазоне ОЭП 20–55 ед. методом “полной связи” с использованием коэффициента Manhattan distance.

Как было отмечено ранее (табл. 7), камчатские образцы *E. gmelinii* в основном имеют редкие шипики или щетинки на НЦЧ и КЧ, частые короткие реснички на ВЦЧ, частые щетинки на ЧКО и длинно-густоволосистые в.п. ЛП. Отличительной особенностью образцов из п-ва Камчатка являются более узкие ЛП (ширина ЛП 6-8 (10) см, тогда как в остальных точках сбора 8-14 см), длинно-густоволосистые влагалища нижних листьев, волосистые УС и укороченные ости.

Было проведено сравнительное изучение изменчивости гистона Н1, как более эволюционно консервативного белкового маркера, у образцов *E. gmelinii* (А) из географически отдаленных точек Южной Сибири в сравнении с образцами *E. pendulinus* и *E. amurensis* (рис. 30).

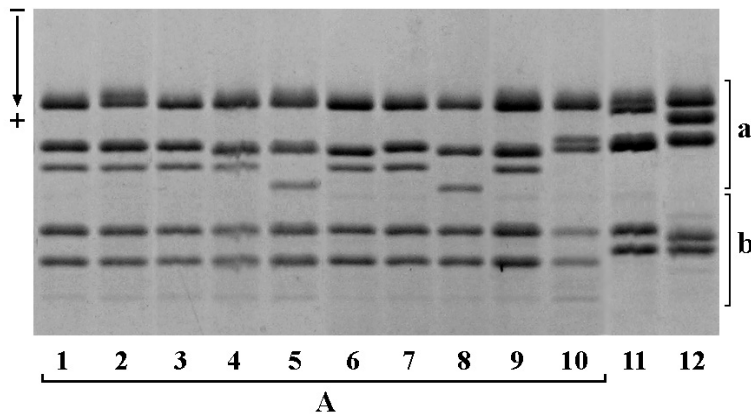


Рис. 30. SDS-электрофореграмма гистона Н1 образцов *E. gmelinii* (А) из разных точек Южной Сибири в сравнении с образцами *E. pendulinus* (11) и *E. amurensis* (12).

1. АВЕ-0675 (Респ. Алтай); 2. GUK-0607 (Респ. Алтай); 3. МАJ-0564 (Респ. Хакасия); 4. ТУU-0776 (Респ. Тыва); 5. ТSC-0577 (Респ. Тыва); 6. GAR-0572 (Респ. Бурятия); 7. ВUМ-0571 (Респ. Бурятия); 8. ВUА-0570 (Респ. Бурятия); 9. ВUД-0774 (Респ. Бурятия); 10. ВUД-0775 (Респ. Бурятия); 11. *E. pendulinus* USS-0720 (Приморский край); 12. *E. amurensis* MES-0702 (Приморский край).

Результаты проведенного опыта показывают, что в Южной Сибири вид имеет сравнительно невысокий уровень полиморфизма гистона Н1. Субфракции в зоне b проявили полную инвариантность, но в зоне a отмечено от 2 до 4 аллельных форм для разных субфракций. Два другие StY-геномных вида *E. pendulinus* и *E. amurensis* из Приморского края показали значительно отличающиеся спектры.

Полученные нами результаты подтверждают влияние фактора географической изоляции на интегральный процесс микроэволюционной дифференциации.

Одновременно в некоторых точках ареала у *E. gmelinii* могут проходить интрогрессивные процессы с участием других филогенетически близких видов рода *Elymus*, таких как *E. fedtschenkoi*, *E. pendulinus* и, возможно, *E. ciliaris*. Для регистрации и моделирования таких процессов необходимы дополнительные исследования с использованием методов биосистематики и молекулярной биологии.

В качестве оценки степени родства *E. gmelinii* с двумя видами *E. pendulinus* и *E. ciliaris* было проведено сравнительное ISSR маркирование образцов этих видов, имеющихся в живой коллекции (рис. 31, 32).

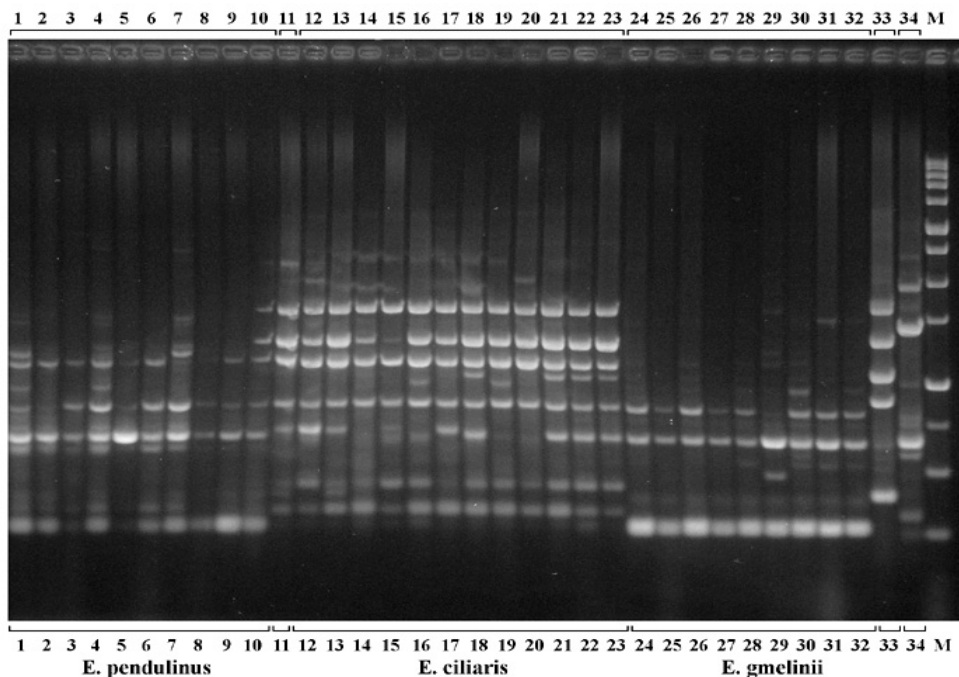


Рис. 31. Электрофореграмма образцов StY-геномных видов *Elymus* с использованием праймера 814.

1–10. *E. pendulinus*: 1. ZAR-0746; 2. AND-0739; 3. RUS-0732; 4. SHA-0723-1; 5. VLA-0719; 6. SHA-0723-2; 7. VBG-0722; 8. VOK-0728; 9. SAD-0841; 10. USS-0720; 11. *E. amurensis* MES-0702. 12–23. *E. ciliaris*: 12. ZAR-0708; 13. AND-0707; 14. MES-0706; 15. MES-0731; 16. SLA-0705; 17. RUS-0704; 18. VLA-0737; 19. VLA-0845; 20. VBG-0710; 21. VOK-0725; 22. VOK-0711; 23. VOK-0736. 24–32. *E. gmelinii*: 24. ABE-0675; 25. ALK-0678; 26. MAJ-0564; 27. TSH-0577; 28. TUU-0770; 29. BIR-0573; 30. BUA-0570; 31. GAR-0572; 32. BUD-0774; 33. *Leymus ramosus* (Trin.) Tzvelev, Респ. Тыва; 34. *Leymus raboanus* (Claus) Pilger, Респ. Тыва, р. Тес-Хем.

В целом, амплифицировались фрагменты ДНК размером от 3000 до 250 п.н. Было получено 156 ISSR фрагментов, из которых лишь 4 были мономорфны. В среднем амплифицировалось от 10 до 46 фрагментов. Лучшие результаты

показали праймеры 814, 844А, 844В. На рис. 31 показана электрофореграмма образцов StY-геномных видов *E. ciliaris*, *E. amurensis*, *E. pendulinus* и *E. gmelinii* в сравнении с отдельными образцами видов рода *Leymus* с использованием праймера 814.

Дендрограмма была построена на основе полученных 156 ISSR-признаков (рис. 32). В целом, топология дерева отражает полученные электрофоретические спектры. Три анализируемых вида *E. pendulinus*, *E. ciliaris* и *E. gmelinii* образуют отдельные кластеры, внутри которых наиболее изменчивым проявился *E. pendulinus*. По этим данным, взятый в анализ образец *E. amurensis* по большинству амплифицированных фрагментов укладывается в общий кластер *E. ciliaris*, что подтверждает наше предположение о том, что *E. amurensis* является одной из разновидностей *E. ciliaris* (Кобозева и др., 2011б).

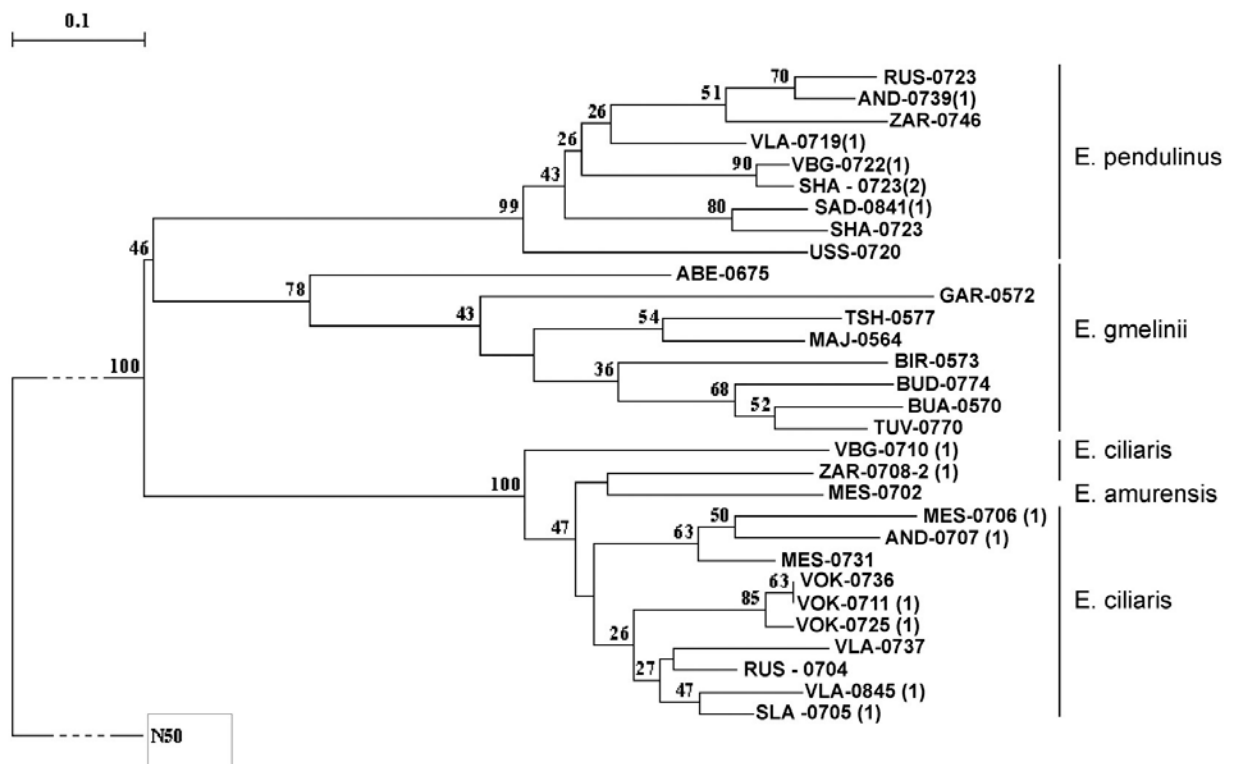


Рис. 32. Дендрограмма ISSR вариабельности StY-геномных видов *Elymus*. Кластеризация NJ с числовыми значениями бутстреп поддержки в узлах.

Дальневосточные выборки *E. pendulinus* оказались ближе к сибирским выборкам *E. gmelinii*, чем к дальневосточным биотипам *E. ciliaris*. Несмотря на то, что данные, полученные на ограниченном объеме выборок, должны

рассматриваться, как предварительные, следует отметить совпадение в оценке видовой специфичности с данными по изменчивости гистона H1. Таким образом, видовая самостоятельность *E. pendulinus*, *E. ciliaris* и *E. gmelinii* не вызывает сомнений. Тем не менее, из полученных результатов не следует, что современная межвидовая интрогрессия и дальнейшее формообразование невозможны в популяциях с совместным произрастанием разных видов.

Ранее, на примере StH-геномных видов, было показано, что весьма значимые сведения могут быть получены при изучении искусственных половых гибридов. С этой целью нами была создана серия межвидовых гибридов в группе StY-геномных видов. Результаты исследований будут представлены в следующих главах в соответствии с поставленными задачами.

Выводы по подглаве 3.2.

Показано, что *E. gmelinii* — вид Северной Азии с широким ареалом, экологической амплитудой, включающий в себя множество различающихся морфотипов. В результате изучения морфологической изменчивости *E. gmelinii* не было выявлено существенных отличий между образцами из Сибири и с Дальнего Востока России.

По признакам опушения НЦЧ, опушения ВЦЧ, по коэффициенту соотношения КЧ и НЦЧ, а также опушению верхней и нижней стороны ЛП наиболее изменчивыми были образцы из Бурятии. Растения с волосистыми в разной степени УС произрастают на Дальнем Востоке, в т.ч. на п-ове Камчатка. Тогда как в Респ. Алтай, Красноярском крае, Тыве, Забайкальском крае, частично в Бурятии и Казахстане произрастают образцы с голыми гладкими УС. Сибирские растения *E. gmelinii* представлены в основном образцами с опушенными в разной степени ЧКО, тогда как среди дальневосточных встречались растения как с опушенными, так и с практически голыми ЧКО. Влагалища верхних листьев перед колосом у всех образцов были голыми, гладкими и безреснитчатыми, за исключением образца из Забайкальского края (СН1-0920), у которого были

обнаружены реснички по краю влагалища. В целом выделились *E. gmelinii* с п-ова Камчатка, отличающиеся от остальных по ряду признаков. МОФ *E. gmelinii* могут быть сходны с *E. fedtschenkoi* и *E. pendulinus* на одинаковых стадиях онтогенеза, что вероятно, показывает участие этих видов в интрогрессивном образовании МОФ.

По спектрам запасных белков семян вид обладает определенной специфичностью, но, по мере увеличения географической дистанции, увеличивается уровень различий между биотипами. При этом взятый в сравнение образец *E. fedtschenkoi* из Горного Алтая показал существенные отличия от всех образцов *E. gmelinii* из этого региона. *E. gmelinii* имеет сравнительно невысокий уровень изменчивости гистона H1 у образцов из Южной Сибири. При сравнении *E. gmelinii* с образцами *E. pendulinus* и *E. amurensis* из Приморского края спектры значительно различались.

Выявленный полиморфизм некоторых признаков *E. gmelinii* (характера опушения НЦЧ и ЛП) свидетельствует о том, что они могут быть использованы для построения внутривидовой таксономической системы, т.е. для выделения подвидов и разновидностей с учетом географической и экологической приуроченности.

ГЛАВА 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ВИДОВ ВНУТРИ И МЕЖДУ ПОДСЕКЦИЯМИ *PENDULINI* И *CILIARES* РОДА *ELYMUS*

Подсекция 3. *Pendulini* (Nevski) Tzvel. 2008, 1. с.: 1588. - *Roegneria* ser. *Pendulinae* Nevski, 1936, 1. с.: 50. Тип: *E. pendulinus* (Nevski) Tzvel. (Цвелев, Пробатова, 2010). Она включает виды с геномом StY: *Elymus pendulinus* (Nevski) Tzvelev, *E. brachypodioides* (Nevski) Peschkova и *E. vernicosus* (Nevski ex Grub.) Tzvelev, а также две разновидности *E. pendulinus* var. *pendulinus* и *E. pendulinus* var. *yessoensis* (Honda) Tzvelev.

Подсекция 4. *Ciliares* (Nevski) Tzvel. 2008, 1. с.: 1588. - *Roegneria* ser. *Ciliares* Nevski, 1936, 1. с.: 46. Тип: *E. ciliaris* (Trin.) Tzvel. (Цвелев, Пробатова, 2010). Она представлена видами с геномом StY: *E. ciliaris* (Trin.) Tzvelev и *E. amurensis* (Drob.) Czer.

4.1. Изменчивость и таксономические взаимоотношения между видами подсекции *Pendulini*: *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*

4.1.1. Номенклатура и синонимика

Elymus pendulinus (Nevski) Tzvelev был описан С.А. Невским (1934) как *Roegneria pendulina* Nevski (окр. д. Союзной по р. Амур, Хабаровский край) вместе с новым видом *Roegneria brachypodioides* Nevski (о. Нижний на р. Енисей близ д. Потрошилово, Минусинский р-н, Красноярский край). *E. vernicosus* (Nevski ex Grub.) Tzvelev первоначально был описан В.И. Грубовым (1955) как *Agropyron vernicosum* Nevski ex Grub. по сборам Н.П. Иконникова-Галицкого из Гобийского Алтая в Монголии. Н.Н. Цвелев (1968) сохранил видовую обособленность этих видов, но перенес их в род *Elymus* L. Позднее Н.Н. Цвелев (1973) объединил самостоятельные ранее виды и представил в качестве подвидов *E. pendulinus* s. l.: a. subsp. *pendulinus* и b. subsp. *brachypodioides* (Nevski) Tzvelev. Причем *E. vernicosus* был присоединен к подвиду *E. pendulinus* subsp. *brachypodioides*. Далее Г.А. Пешкова (1979) восстановила вид *E. brachypodioides*, но позднее включила его в синонимы к *E. pendulinus* (Пешкова, 1990). Тогда как в

1984 г. для Дальнего Востока Н.С. Пробатовой была описана новая разновидность *E. pendulinus* var. *brachypodioides* (Nevski) Probat. с более коротко- и жестковолосистыми (до шиповатых) НЦЧ.

Agropyron yezoense Honda был описан с о. Хоккайдо, Япония (Honda, 1929). Этот вид морфологически близок современному *E. pendulinus* и характеризуется жесткими волосками по бокам нижних цветковых чешуй. При переводе этого вида в род *Elymus* V. Jaaska (1974) предложил новое название *E. nipponicus* Jaaska, поскольку комбинация *Elymus yezoense* Honda уже существовала. Несколько позже Н.С. Пробатова (1985) на основе этого же базионима (*A. yezoense*) предложила новое название *E. kurilensis* Probat. для растений из Южно-Сахалинского (о. Монерон) и Южно-Курильского (о-ва Кунашир и Шикотан) флористических районов. Этот вид, по мнению автора, морфологически отличается от *E. pendulinus* более узкими, вдоль свернутыми листьями и более мелкими пыльниками. Таким образом, *A. yezoense* был переведен в род *Elymus* дважды под разными названиями. При обсуждении системы рода в составе *E. pendulinus* Н.Н. Цвелев (2008) выделил разновидность *E. pendulinus* var. *yezoense* (Honda) Tzvelev, отличающуюся от типового материала *E. pendulinus* волосистыми сверху листовыми пластинками. Даже если образцы *E. kurilensis* из российского Дальнего Востока окажутся новым, еще не описанным видом, это название уже не может быть к нему применено. Позднее в синонимы к *E. pendulinus* var. *yezoense* был переведен *E. nipponicus*, при этом особи с голыми листовыми пластинками были отнесены к типовой разновидности *E. pendulinus* var. *pendulinus* (Цвелев, Пробатова, 2010).

Одновременно Н.Н. Цвелев (2008) выделил виды *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*, как самостоятельные, на основании различной географической и экологической приуроченности. По мнению автора, “более ксерофильный *E. vernicosus* распространен главным образом в полупустынных районах Центральной Азии, откуда он заходит лишь в пограничные районы Сибири... Отличающийся от *E. vernicosum* лишь густо, но очень коротко волосистыми (а не голыми) узлами стеблей *E. brachypodioides* распространен в Южной Сибири от Алтая до

Забайкальского кр., заметно севернее выше указанных пунктов в менее аридных условиях и заходит в Амурскую обл., низовья Амура и в Ханкайский р-он Приморского края на Дальнем Востоке. Этот вид преимущественно открытых каменистых местообитаний. Третий вид — *E. pendulinus* — главным образом лесное растение, распространенное в Приморском крае и в бассейне Среднего Амура. Он отличается нижними цветковыми чешуями, не только в верхней части, но и по бокам более или менее волосистыми. Узлы стеблей у него обычно слабо волосистые, но могут быть также голыми или более обильно волосистыми” (Цвелев, 2008, с. 1592).

Впоследствии точка зрения на видовую обособленность трех таксонов была поддержана, но не подтверждена детальными исследованиями (Цвелев, Пробатова, 2010). При этом ключи определителя выглядят следующим образом:

- 39.** Нижн. цв. чеш. по бокам и в верхн. части с жесткими щетинками; узлы ст. обычно голые, реже коротковолосистые **18. *E. pendulinus.***
 + Нижн. цв. чеш. только с шипиками, в верхн. части без жестких щетинок **40.**
40. Узлы ст. коротковолосистые **19. *E. brachypodioides.***
 + Узлы ст. голые **20. *E. vernicosus.***

На наш взгляд, данную позицию нельзя считать доказанной, поскольку разграничение видов основывалось как на эколого-географическом критерии, так и на морфологических признаках, которые могут представлять собой проявления популяционной изменчивости. Названные виды филогенетически могут быть географическими расами или морфотипами одного крупного полиморфного таксона видового ранга.

Здесь необходимо отметить, что морфологически, группа видов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* в большинстве зарубежных источников рассматривается, как единый вид *E. pendulinus* s. l. (Bothmer et al., 2005). Основная часть ареала вида находится в Китае и Монголии, а также захватывает часть Японии и Северной Кореи. На территорию России вид заходит только с южных границ Алтая, Восточной Сибири и Дальнего Востока (рис. 33, 34).



Рис. 33. Распределение *E. pendulinus* в Сибири по Г.А. Пешковой (1990) и на Российском Дальнем Востоке по Н.С. Пробатовой (1985)

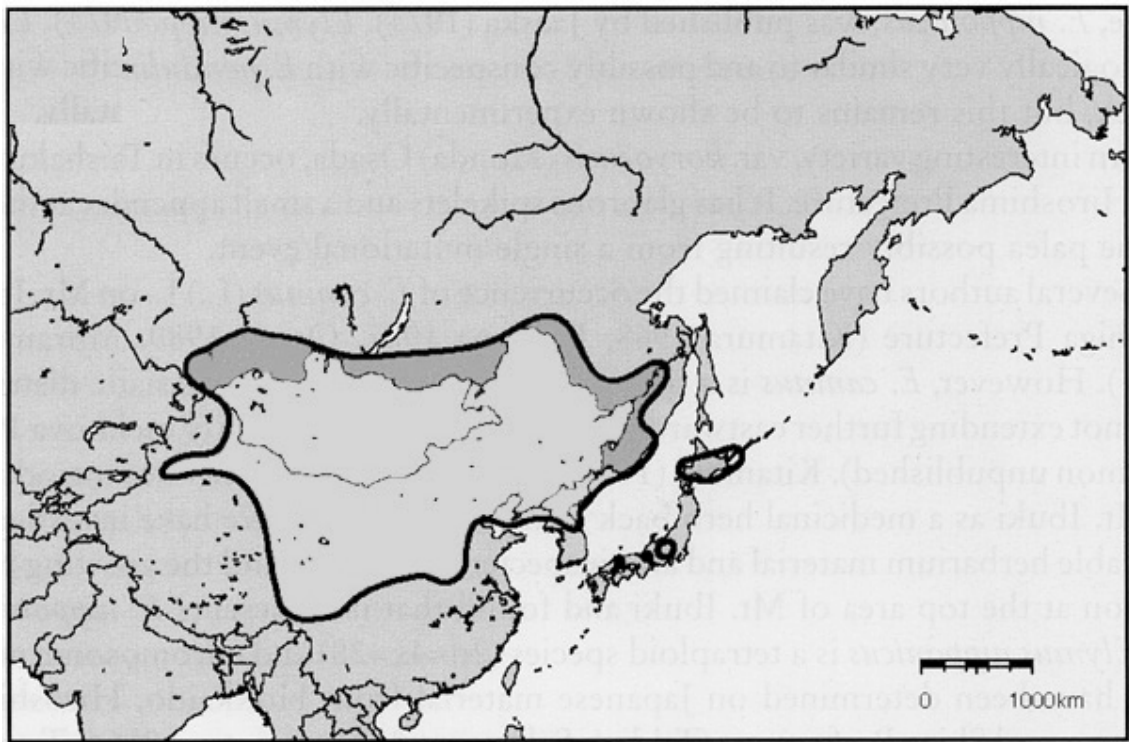


Рис. 34. Карта ареала *E. pendulinus* согласно R. von Bothmer et al., 2005

Для Японии приводится только одна разновидность *E. nipponicus* var. *koryoënsis* (Honda) Osada, отличающаяся маленьким выступом на верхушке ВЦЧ. На основании морфологического сходства авторы относят *E. nipponicus* к комплексу *E. pendulinus* s. l., но считают необходимым получить экспериментальные доказательства (Bothmer et al., 2005).

Китайскими систематиками выделено 3 подвида *E. pendulinus* (Chen, Zhu, 2006), которые, судя по приведенным диагнозам, больше могли бы соответствовать рангу разновидностей, поскольку охватывают широко варьирующие признаки — опушение стеблей, опушение листовых влагалищ и число цветков в колосках без привязки к определенной части ареала. При этом авторами совершенно не рассматривался признак опушения НЦЧ в отличие от принципа российских систематиков. Согласно “Flora of China” (Chen, Zhu, 2006), подвидовая структура *E. pendulinus* выглядит следующим образом (в переводе автора):

- 1a.** Стебли гладкие по всей длине (редко волосистые в узлах)
 **86a. subsp. *pendulinus***
- 1b.** Стебли слабо или густо волосистые, по крайней мере в узлах.
- 2a.** Стебли волосистые в узлах; листовые влагалища гладкие; колоски с 6–9 маленькими цветками **86b. subsp. *multiculmis***
- 2b.** Стебли плотно волосистые в верхней части (выступающие из листовых влагалищ) и в узлах; листовые влагалища волосистые, особенно проксимальные; колоски с 4 или 5 маленькими цветками **86c. subsp. *pubicaulis***

Кроме того, неясно, что именно авторы понимают под “стеблем” (culm), поскольку для *E. pendulinus* s. l. не характерно опушение соломины (стебель злаков). По нашим наблюдениям, опушение узлов стебля может в большей или меньшей степени быть распространено за пределы непосредственно узлов, т. е. незначительно переходить на нижнюю часть листовых влагалищ и на часть соломины под узлом. Но это опушение нельзя считать отдельным признаком опушения стебля. Как можно видеть из определительных ключей, при изучении комплекса *E. pendulinus* s. l. российскими и китайскими авторами использовались совершенно разные признаки.

В комплексные исследования были взяты отдельные образцы и популяционные выборки из различных местообитаний Приморского края, Хабаровского края, Горного Алтая, Бурятии, Забайкальского края и КНР. Точки сбора природного материала приведены в табл. 11.

Местонахождение образцов из природных популяций *E. pendulinus* s. l.

Код образца	Местонахождение и автор сбора
1	2
Отдельные образцы	
СНЕ-1004 СНЕ-1044 СНЕ-1066	Респ. Алтай, окр. Чемальский р-н, окр. пос. Чемал, район слияния рек Катунь и Чемал, alt. 438 м N 51°23.919' E 86°00.112' до alt. 434 м N 51°23.533' E 86°00.197' (Е. Кобозева, А. Агафонов)
AUS-1015 AUS-1071	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Усть-Сема, тропа вдоль прав. бер. Катунь, перед мостом, alt. 345 м N 51°38.371' E 85°45.384' (Е. Кобозева, А. Агафонов)
GAC-8926	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Усть-Сема, лесной массив у лев. бер. р. Катунь, alt. 348 м N 51° 37.563' E 85° 45.896' (А. Агафонов, О. Агафонова)
GAL-8911	Респ. Алтай, Шебалинский р-н, окр. пос. Ело, вблизи грунтовой дороги рядом с бер. р. Ело, alt. 1163 м N 50° 47.403' E 85° 24.419' (А. Агафонов, О. Агафонова)
АСН-8913	Респ. Алтай, Онгудайский р-н, окр. пос. Купчегень, просека ЛЭП на прав. бер. р. Изындык, alt. 966 м N 50° 38.486' E 86° 22.110' (А. Агафонов, О. Агафонова)
ВБИ-1114	Респ. Бурятия, Бичурский р-н, окр. пос. Бичура, редкий березово-сосновый лес на зап. склоне горы в дол. р. Бичурки, редкотравье под березой, alt. 710 м N 50°32.458' E 107°37.216' (А. Агафонов, Е. Кобозева)
СНІ-0803	Забайкальский кр., окр. г. Нерчинска, 2 км на юго-запад, березово-злаковый лес, alt. 668 м N 51°56.609' E 116°33.688' (О. Аненхонов)
НАВ-8902	Хабаровский кр., окр. г. Хабаровск (О. Потемкин)
SHA-0723	Приморский кр., окр. г. Владивосток, пос. Емар, кустарник у каменистого берега Уссурийского залива; alt. 5 м N 43°12.125' E 132°09.184' (А. Агафонов, Д. Герус)
SHA-0723 SHA-0843	Приморский кр., окр. г. Владивосток, пос. Емар, дубовая роща; alt. 71 м N 43°12.276' E 132°9.047' (А. Агафонов, М. Агафонова)
RUS-0716 RUS-0732	Приморский кр., о. Русский, окр. пос. Парис; граница широколиственного леса, alt. 26 м N 43°00.894' E 131°53.415' (А. Агафонов, Д. Герус)
SLA-1133	Приморский кр., Хасанский р-н, окр. г. Славянка, зона отчуждения ж/д вблизи берега бухты Славянской, alt. 3 м N 42°52.052' E 131°23.002' (Е. Кобозева, А. Агафонов)
ZAR-0746	Приморский кр., Хасанский р-н, окр. пос. Зарубино, пустырь рядом с автостанцией, alt. 8 м N 42°38.375' E 131°04.523' (А. Агафонов, Д. Герус)
MES-0721	Приморский кр., Хасанский р-н, окр. Морской экспериментальной станции ТИБОХ ДВО РАН, тропа в широколиственном лесу, alt. 38 м N 42°37.306' E 131°08.353' (А. Агафонов, Д. Герус)

Продолжение таблицы 11

1	2
AND-0713 AND-0739	Приморский кр., Хасанский р-н, окр. пос. Андреевка, граница широколиственного леса, alt. 4 м N 42°38.083' E 131°08.177' (А. Агафонов, Д. Герус)
AND-1107	Приморский кр., Хасанский р-н, окр. пос. Андреевка, граница широколиственного леса, alt. 10 м; N 42° 38.071' E 131° 8.174' (Е. Кобозева, А. Агафонов)
VLA-8650	Приморский кр., г. Владивосток, кустарник в полосе отчуждения ж/д ст. Санаторная (А. Агафонов, О. Агафонова)
VLA-8652	Приморский кр., г. Владивосток, кустарник в полосе отчуждения ж/д ст. Чайка (А. Агафонов, О. Агафонова)
VLA-8653	Приморский кр., г. Владивосток, окр. пос. Емар, скалистое побережье Уссурийского залива (А. Агафонов, О. Агафонова)
VLA-0719	Приморский кр., окр. г. Владивосток, мыс Чуркина, кустарник в полосе отчуждения ж/д линии, alt. 25 м N 43°6.29' E 131°54.07' (А. Агафонов)
VLA-0947	Приморский кр., окр. г. Владивосток, кустарник у ж/д ст. Чайка, alt. 15 м N 43°11.859' E 131°55.287' (А. Агафонов)
VOK-0716, 0728, 0738, 0740	Приморский кр., окр. г. Владивосток, кустарник в зоне отчуждения между ж/д ст. Океанская и Санаторная; alt. 7 м N 43° 14.10' E 132° 0.19' до alt. 6 м N 43°13.89' E 131°58.97' (А. Агафонов, Е. Кобозева)
VSE-1018	Приморский кр., окр. г. Владивосток, обочина грунтовой дороги у ж/д ст. Седанка; alt. 7 м N 43° 13.169' E 131° 57.330' (А. Агафонов)
VBG-0722 VBG-1105	Приморский кр., окр. г. Владивосток, смешанный лес на вершине сопки, alt. 169 м; N 43°13.137' E 131°59.359' (Е. Кобозева, А. Агафонов)
SAD-0841 SAD-0842	Приморский кр., окр. г. Владивосток, окр. ж/д ст. Садгород, alt. 25 м N 43°15.73' E 132°2.48' до побережья Амурского залива, alt. 2 м; N 43°16.00' E 132°0.97' (А. Агафонов, М. Агафонова)
USS-0720	Приморский кр., Уссурийский р-н, окр. пос. Тимирязевский, смешанный лес у подножья сопки; alt. 49 м N 43°51.23' E 131°57.60' (А. Агафонов, М. Агафонова)
GTS-1101	Приморский кр., окр. г. Уссурийск, Горно-таежная станция ДВО РАН, обочина дороги на дендрарий alt. 121 м N 43°41.650' E 132°09.324' (А. Агафонов, Е. Кобозева).
GTS-1102	Приморский кр., окр. г. Уссурийск, Горно-таежная станция ДВО РАН, заросли ивы на берегу водохранилища alt. 123 м N 43°41.617' E 132°09.521' (А. Агафонов, Е. Кобозева)
ВКА-0921	Приморский кр., окр. г. Большой Камень, граница смешанного леса, alt. 41 м N 43°7.301' E 132°25.083' (А. Агафонов)
СИМ-1133	КНР, пров. Внутренняя Монголия, сев. склон горы, редкотравный лес, alt. 1589 м N 42°25.991' E 115°42.971' (О. Аненхонов)
Популяционные выборки	
СНЕ-10	Респ. Алтай, окр. пос. Чемал, район слияния рек Катунь и Чемал, от р. Катунь до р. Чемал; alt. 438 м N 51°23.919' E 86°00.112' до alt. 434 м N 51°23.533' E 86°00.197' (Д. Герус)

Продолжение таблицы 11

1	2
AUS-10	Респ. Алтай, с. Усть-Сема, прав. бер. р. Катунь, каменистый берег; alt. 366 м N 51°38.331' E 85°45.362' (Д. Герус)
ZAR-07	Приморский кр., Хасанский р-н, окр. пос. Зарубино, пустырь рядом с автостанцией, alt. 8 м N 42°38.375' E 131°04.523' (А. Агафонов, Д. Герус)
MES-86	Приморский кр., Хасанский р-н, трансекта в окр. Морской экспериментальной станции ТИБОХ ДВО РАН, alt. 37 м, N 42°37.281' E 131°08.235' (А. Агафонов, О. Агафонова)
SLA-11	Приморский кр., Хасанский р-н, окр. г. Славянка, зона отчуждения жел. дор. линии; alt. 6 м N 42°51.93' E 131°23.09' (А. Агафонов, Е. Кобозева)
RUS-07	Приморский кр., о. Русский, окр. пос. Парис; граница широколиственного леса, alt. 26 м N 43°00.894' E 131°53.415' (А. Агафонов, Д. Герус)
VLA-07	Приморский кр., окр. г. Владивосток, граница смешанного леса у автотрассы Владивосток – Артем; alt. 8 м N 43°13.686' E 132°00.035' до alt. 28 м N 43°13.838' E 132°0.623' (А. Агафонов)
VOK-07 VOK-10	Приморский кр., окр. г. Владивосток, кустарник в зоне отчуждения между ж/д ст. Океанская и Санаторная; alt. 7 м N 43°14.10' E 132°0.19' до alt. 6 м N 43°13.89' E 131°58.97' (А. Агафонов, Д. Герус)
VBG-07 VBG-11	Приморский кр., окр. г. Владивосток, смешанный лес на вершине сопки; alt. 169 м; N 43°13.137' E 131°59.359' до alt. 189 м N 43°13.091' E 131°59.052' (А. Агафонов, Д. Герус, Е. Кобозева)
SAD-08 SAD-10	Приморский кр., окр. г. Владивосток, окр ж/д ст. Садгород, alt. 25 м N 43°15.73' E 132°2.48' до побережья Амурского залива, alt. 2 м; N 43°16.00' E 132°0.97' (А. Агафонов, М. Агафонова)

Номерные образцы с буквенными обозначением Н (см. рис. 43) получены от шведского ботаника В. Salomon, PhD, Assoc. Prof., Sr. Lecturer in Taxonomic Botany Swedish University of Agricultural Sciences (SLU) Dept. of Plant Breeding P.O.Box 101 SE-23053 Alnarp, Sweden

4.1.2. Анализ изменчивости морфологических признаков

На данный момент не выявлено единого комплекса диагностических признаков для объективного разграничения таксонов в пределах всего ареала *E. pendulinus* s. l., включая Китай, Монголию, Японию и Северную Корею. Это говорит о том, что таксономия *E. pendulinus* s. l. еще до конца не разработана.

Типовой материал *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*, хранящийся в Гербарии БИН РАН им. В.Л. Комарова (LE), четко различается по диагностическим признакам — опушению НЦЧ и УС, что и отражено в

приведенных выше ключах (рис. 35). Но поскольку гербарный материал не охватывает в полной мере всего природного полиморфизма видов, можно предположить, что типовые образцы отражают только незначительную часть морфотипов широкого вариационного ряда *E. pendulinus* s. l.

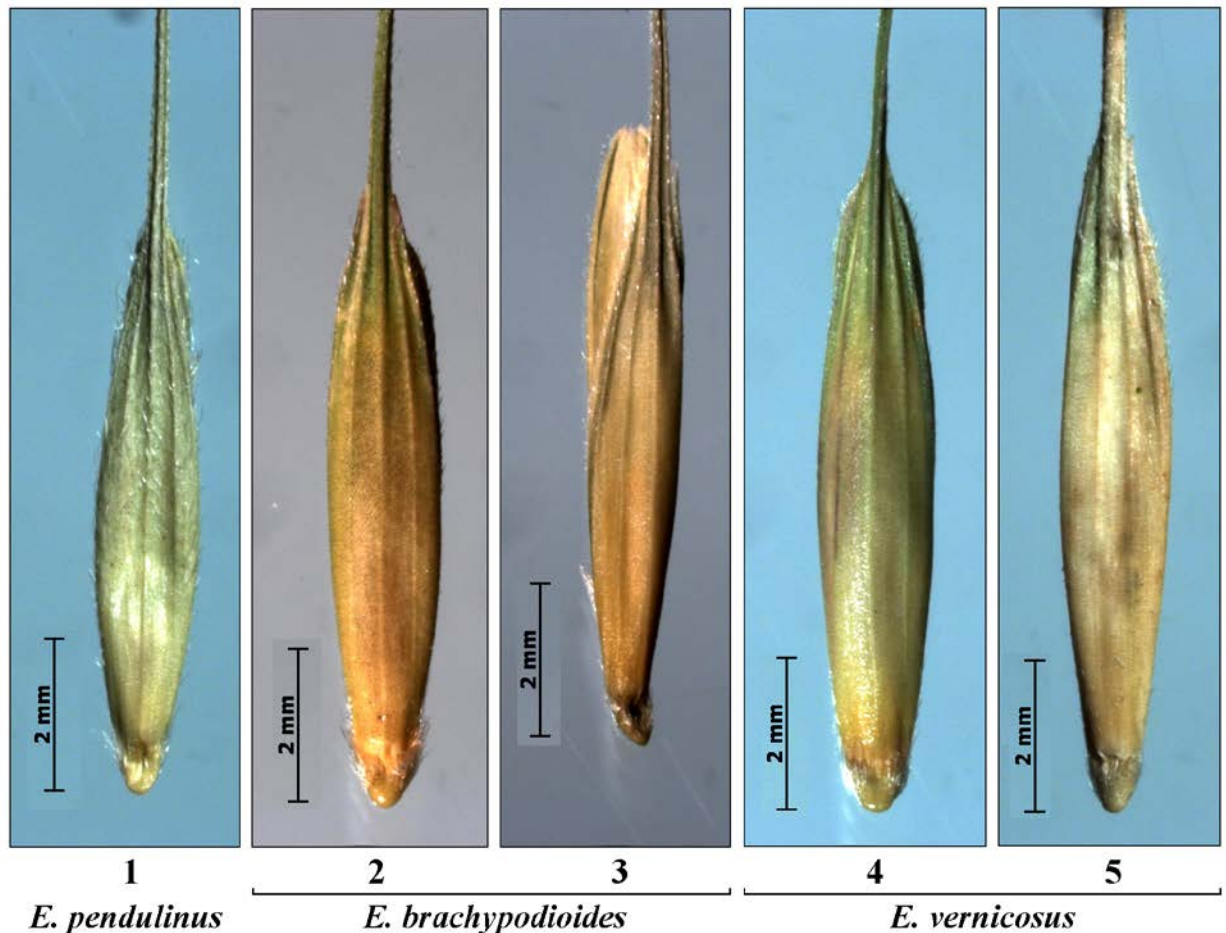


Рис. 35. НЦЧ гербарных образцов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* из гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова (ЛЕ) (БИН РАН, г. Санкт-Петербург). **1.** *E. pendulinus*, *typus* (Долина Амура, сел. Союзное, 18.06.1891, С. Коржинский); **2.** *E. brachypodioides*, *typus* (Минусинский р-н, близ сел. Потрошилово, о. Нижний на Енисее, 9.07.1931, М. Ильин); **3.** *E. brachypodioides*, с. Кумара, басс Амура, 19.06.1959, Липатова; **4.** *E. vernicosus*, *typus* (Гобийский Алтай, хр. Баин-Цаган, 5.8.1931, Н. и В. Иконниковы-Галицкие); **5.** *E. vernicosus*, (Забайкалье, с. Усть-Илинское на Ононе, 10.07.11, Смирнов).

При рассмотрении популяционных выборок *E. pendulinus* из разных точек ареала нами была обнаружена гетерогенность многих популяций по всем ключевым признакам. Так, с помощью стереомикроскопа получены изображения

НЦЧ у 90 растений комплекса *E. pendulinus* s. l. из популяций Южного Приморья и Горного Алтая. В этих районах были обнаружены как гладкие, так и длиннощетинистые чешуи со всеми переходными состояниями. Причем, по этому признаку были гетерогенны даже некоторые локальные популяции. Например, собранные нами образцы из популяции в окр. пос. Садгород (Приморский край), как и в окр. пос. Чемал (Горный Алтай) показали широкую изменчивость по опушению НЦЧ от гладких и безреснитчатых до длиннощетинистых и длиннореснитчатых (рис. 36, 37).



Рис. 36. Опушение НЦЧ у отдельных растений *E. pendulinus* из популяции SAD-07.

Нами было установлено, что изменчивость опушения НЦЧ проявляется по-разному. Чешуи могут различаться не только по наличию или отсутствию опушения, но и по типу (шпики, щетинки, волоски), структуре (длине и толщине), плотности (единично присутствуют, редкие, средние, частые, густые) и по расположению трихом (по всей поверхности НЦЧ, по бокам, по жилкам, в верхней или нижней части чешуи и т.д.). Эти же качества проявляют и реснички, расположенные по краям НЦЧ. Для наиболее полного представления об

изменчивости опушения НЦЧ нами были взяты в сравнение семена с растений обширных популяций, локальных микропопуляций, а также семена с одного колоса. Анализ индивидуальных растений из Приморского края и Республики Алтай показал, что существуют как однородные, мало изменчивые, так и гетерогенные микропопуляции, содержащие в себе морфологически различающиеся, контрастные формы (от голой НЦЧ с единичными шипиками или щетинками до длинно-густощетинистой НЦЧ с длинными ресничками).



Рис. 37. Опушение НЦЧ у отдельных растений *E. pendulinus* из популяции СНЕ-10 (Горный Алтай).

При рассмотрении изменчивости опушения НЦЧ с одного колоса нами была обнаружена тенденция в увеличении плотности трихом в верхней части колоса. Подобная тенденция в незначительной степени отмечена даже у цветков внутри одного колоска.

Нами получены изображения опушения УС растений, как одного из весомых диагностических признаков комплекса *E. pendulinus* из популяций Южного Приморья и Горного Алтая. Выявлено, что в пределах микропопуляций иногда

обнаруживаются особи как с голыми, так и с волосистыми в разной степени, в том числе с полуопушенными УС (рис. 38, 39).

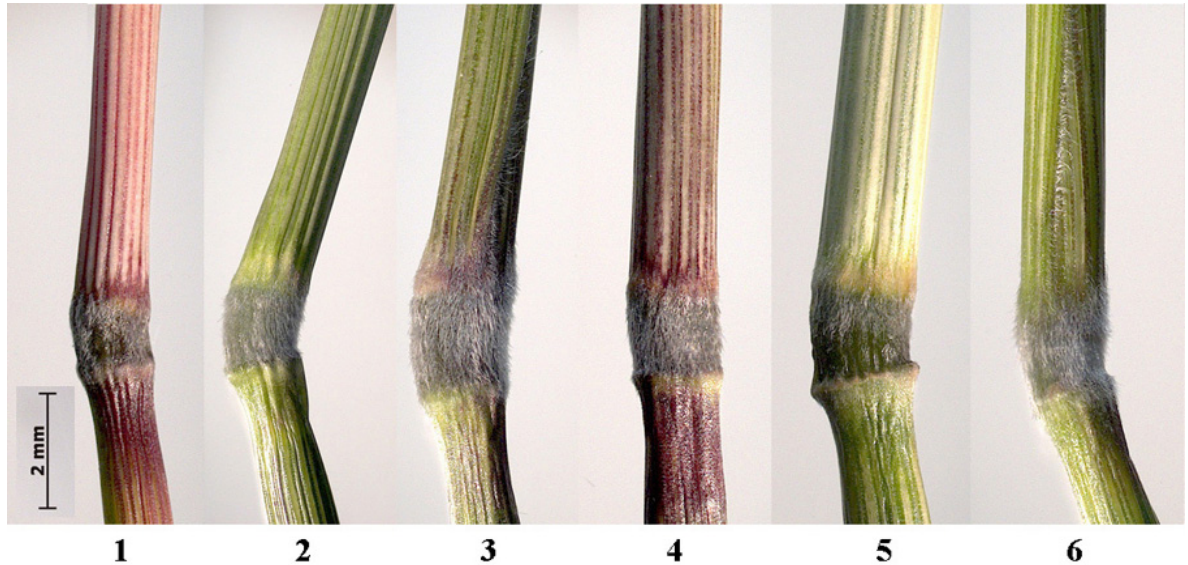


Рис. 38. Различная степень опушения узлов стеблей особей *E. pendulinus* s. l. из разных популяций Приморского края: 1. MES-0721; 2. AND-0713; 3. RUS-0716; 4. SHA-0843; 5. ВКА-0921; 6. USS-0720 (1 – короткоопушенный узел; 2, 3, 4, 6 – длинно-густоопушенные; 5 - наполовину (в верхней части) короткоопушенный).

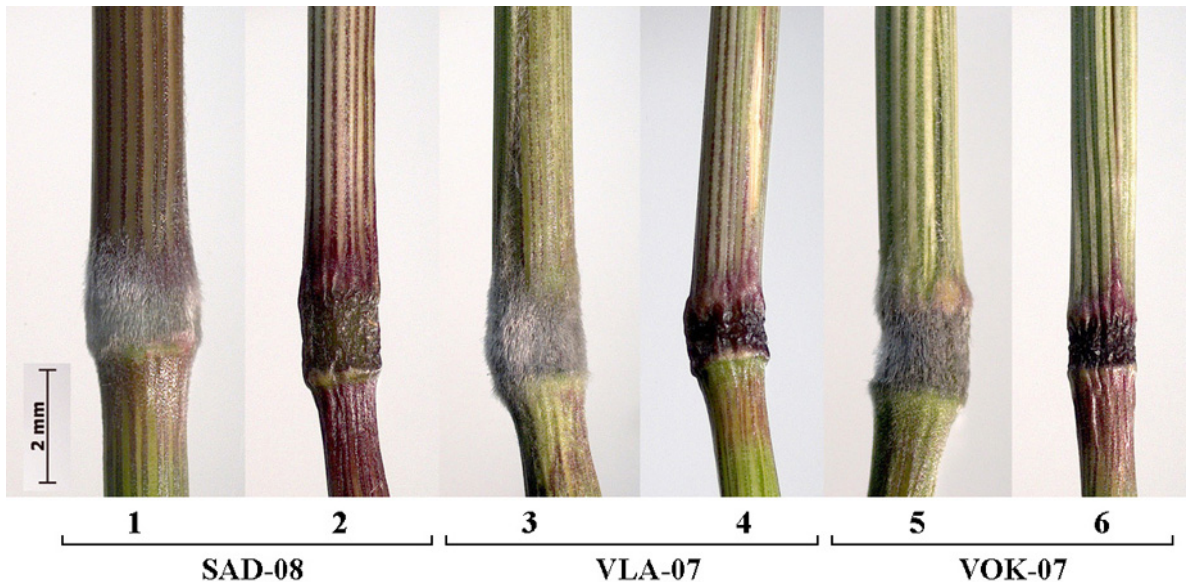


Рис. 39. Узлы стеблей (голые и волосистые в пределах одной популяции) особей *E. pendulinus* s. l. из популяций SAD-08 (1, 2), VLA-07 (3, 4) и VOK-07 (5, 6) из Южного Приморья.

С учетом комбинирующей изменчивости по опушению НЦЧ можно сделать вывод, что некоторые микропопуляции Приморского края формально состоят из

трех видов – *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*. Однако в пределах Горного Алтая особи с опушенными УС нами не найдены.

Кроме двух вышеназванных признаков, предлагаемых для разграничения трех видов комплекса *E. pendulinus*, нами рассматривались еще два признака, используемых в таксономии рода *Elymus*. Ранее нами рассматривался признак опушения ЛП, который является диагностическим для определения *E. amurensis* (Drob.) Czer. и *E. ciliaris* (Trin.) Tzvelev (Кобозева и др., 2011б). Результаты показали нецелесообразность его применения, как видоспецифичного. Тем не менее, этот признак изначально был заложен в диагноз упомянутого выше *E. kurilensis*. Кроме того, он используется для различения разновидностей внутри ряда видов, таких как *E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvelev, *E. kronokensis* (Kom.) Tzvelev и некоторых других.

Было проведено исследование опушения флаговых листьев *E. pendulinus* из Южного Приморья и Горного Алтая (рис. 40).

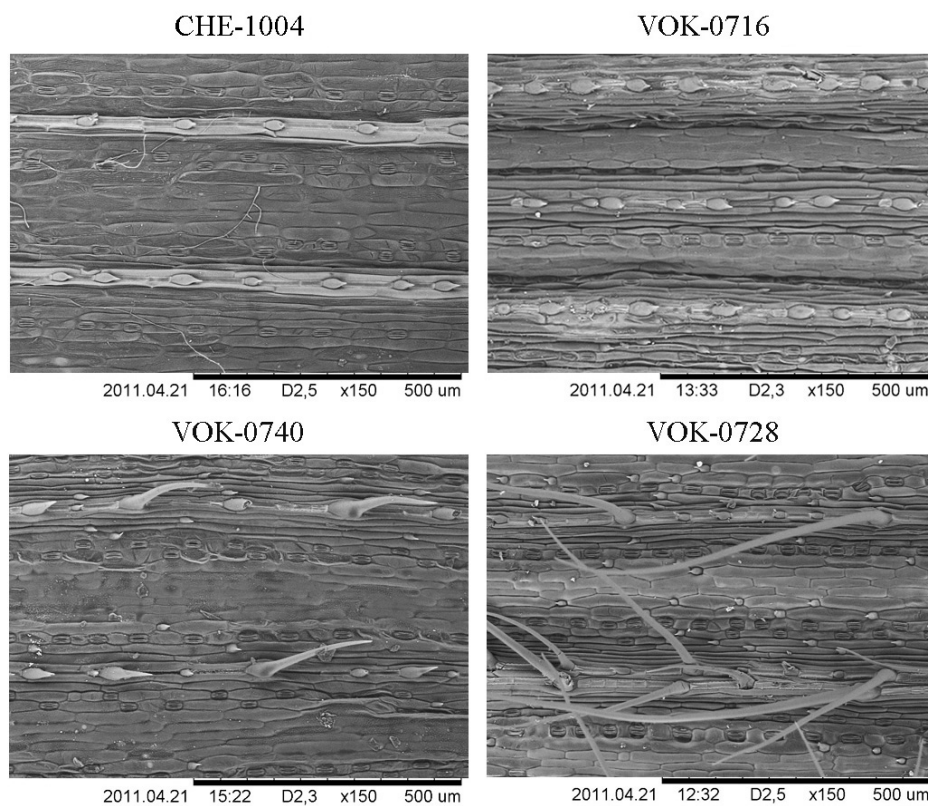


Рис. 40. Верхняя поверхность листовых пластинок у биотипов *E. pendulinus* из Приморского края (популяция VOK-07) и Горного Алтая (SHE-1004).

По краям ЛП мы наблюдали наличие, либо отсутствие ресничек. Кроме того, внутри некоторых приморских популяций обнаруживались особи с голыми,

коротко щетинистыми и длинноволосистыми по всей поверхности ЛП (рис. 40). В выборке природных и выращенных растений из горно-алтайских популяций СНЕ-10 и AUS-10 особей с волосистыми ЛП обнаружено не было.

При выращивании растений из Приморского края в условиях климокамеры мы наблюдали различные по опушению влагилица нижних листьев растений прегенеративного (имматурного) периода вегетации. Среди растений отмечены особи как с неопушенными, так и густо опушенными влагилицами нижних листьев в пределах популяции SAD-08 (рис. 41).



Рис. 41. Особи, выращенные из семян природных растений разных образцов в пределах одной популяции *E. pendulinus* SAD-08 (прегенеративный период).

Признак абсолютной и относительной длины КЧ традиционно используется в диагнозах многих видов рода *Elymus*. У *E. pendulinus* по этому признаку как в Приморском крае, так в Горном Алтае, отмечена значительная вариабельность. Соотношение между длинами КЧ и НЦЧ ($k = L_{\text{КЧ}} / L_{\text{НЦЧ}}$) изменялось в пределах каждой популяции. Фрагменты колосьев наиболее контрастных особей из горно-алтайской популяции СНЕ-10 показаны на рис. 42.

Среди 80 растений *E. pendulinus* s. l. с определенной погрешностью измерений у 20% особей было отмечено соотношение $k = 0.6-0.7$; у 60% $k = 0.7-0.8$; у 20% общего числа особей $k = 0.8-0.9$. По нашему мнению, данный признак не может быть использован для выделения стабильных разновидностей у *E. pendulinus* по причине его непрерывной фенотипической изменчивости, несмотря на тот факт, что контрастные природные морфотипы могут значительно различаться (Кобозева, Агафонов, 2011а; Кобозева и др., 2012).



Рис. 42. Разное соотношение длин КЧ и НЦЧ у особей *E. pendulinus* в популяции СНЕ-10. Стрелками указаны КЧ.

Необходимо отметить также существование изменчивости у *E. pendulinus* s. l. по типу трихом на ВЦЧ. Особи различаются по наличию либо отсутствию опушения ВЦЧ, по типу трихом (шипики, щетинки), по длине и толщине, их плотности на ВЦЧ (единичные, редкие, средние, частые, густые) и по расположению (по всей поверхности ВЦЧ, по краям ВЦЧ, в верхней части чешуи и т.д.). Эти же проявления в частности касаются и ресничек, расположенных по краю ВЦЧ. У некоторых особей, реснички расположены только в верхней части ВЦЧ, также встречаются особи с зазубренной по всему краю ВЦЧ. Поскольку все морфологические признаки так или иначе варьируют, в т.ч. под влиянием факторов внешней среды, для видов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* были проведены более глубокие комплексные исследования с целью уточнения их таксономического ранга.

4.1.3. Анализ изменчивости биохимических признаков

Нами была проведена серия электрофоретических опытов по изучению изменчивости запасных белков эндосперма, как очень чувствительного индикатора микроэволюционных процессов. Анализ образцов из разных точек ареала не выявил какой-либо специфичности полипептидных спектров у растений с разным сочетанием морфологических признаков. При сравнении выборочных образцов из Приморского и Алтайского края, а также китайских провинций Sichuan и Henan обнаружено, что российские образцы обладают рядом общих белковых компонентов (рис. 43). При этом горно-алтайская выборка более однородна, хотя образцы были собраны в разных популяциях. В целом, российские образцы заметно отличаются от всех китайских по наиболее консервативным и наименее подвижным (то есть, крупным) субъединицам глютелина. Вместе с тем, на фоне широкого внутривидового полиморфизма у некоторых российских и китайских образцов также отмечены общие компоненты.

Построенная по данным этого опыта дендрограмма сходства (рис. 44) показала, что китайские образцы обладают более широким диапазоном изменчивости по этому признаку, что согласуется с представлениями о центре происхождения единого полиморфного таксона *E. pendulinus* s. l. в Центральном Китае. Анализ образцов *E. pendulinus*, *E. brahyodioides* и *E. vernicosus* из разных популяций Республик Алтай и Бурятия, а также Приморского края не выявил определенной географической приуроченности среди различающихся биотипов. Образцы *E. pendulinus* и *E. vernicosus* Алтайского происхождения оказались сгруппированы в верхней части дендрограммы, но образовали крупную кладу с двумя образцами Бурятского и Приморского происхождения. Образцы *E. pendulinus* и *E. brahyodioides* из Приморского края образовали две смешанные клады, одна из которых включила *E. vernicosus* из Забайкальского края.

Таким образом, по биохимическому критерию (изменчивости запасных белков эндосперма) образцы *E. pendulinus*, *E. brahyodioides* и *E. vernicosus* не показали существенных различий на территории азиатской части России.

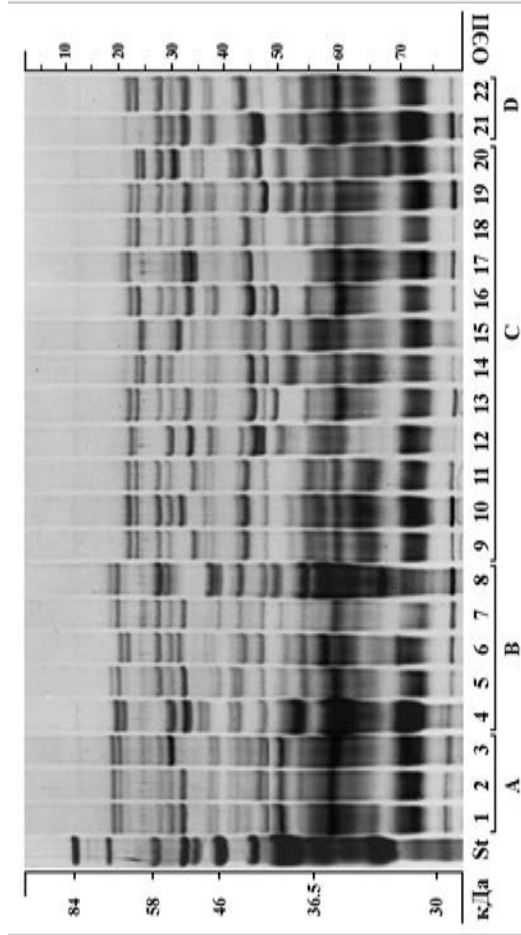


Рис. 43а. SDS-электрофореграмма белков эндосперма выборочных образцов *E. rendulinius* из Горного Алтая (А), Приморского края (В), провинций Китая Sichuan (С) и Henan (D)

- 1.** GAC-8926; **2.** ACH-8913; **3.** GAL-8911; **4.** HAV-8902; **5.** MES-8608; **6.** VLA-8652; **7.** VLA-8650; **8.** VLA-8653; **9.** H 3192; **10.** H 3194; **11.** H 3196; **12.** H 7272; **13.** H 7388a; **13.** H 7323; **14.** H 7274; **15.** H 7342; **16.** H 7274; **17.** H 8986; **18.** H 7277; **19.** H 7289; **20.** H 7367; **21.** H 3278; **22.** H 3310.

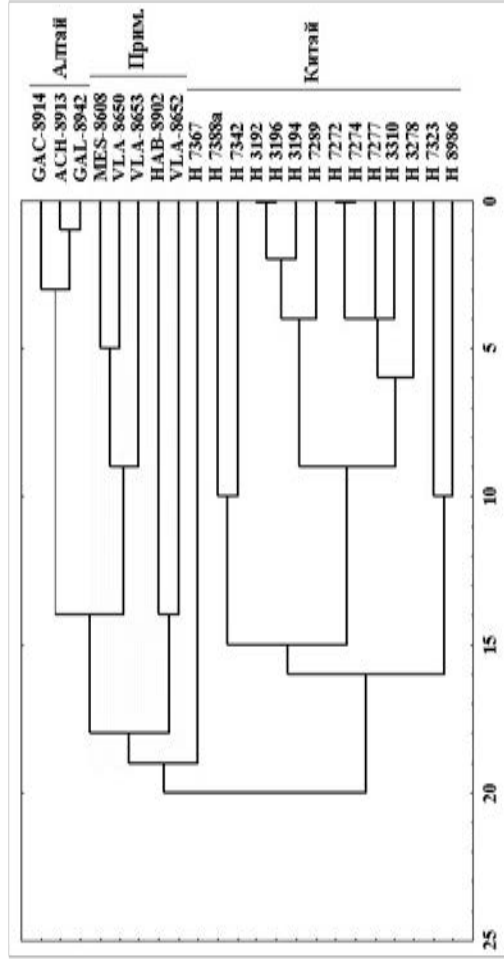


Рис. 43б. Дендрограмма, построенная по методу “полной связи” на основе SDS-спектров образцов *E. rendulinius* из Горного Алтая, Приморского края, провинций Китая Sichuan и Henan с использованием коэффициента Manhattan distance.

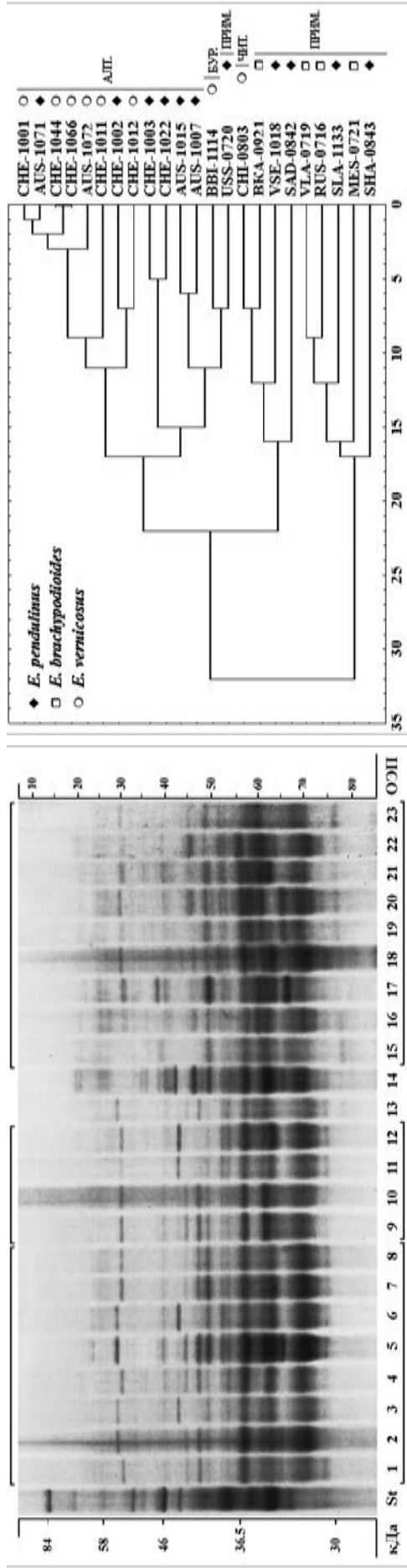


Рис. 44а. SDS-электрофореграмма белков эндосперма

выборочных образцов *E. pendulinus*, *E. brachyrodiooides* и *E. vernicosus* из разных популяций в Респ. Алтай: окр. пос. Чемал (А), окр. пос. Усть-Сема (В); Респ. Бурятия (13), Забайкальского края (14), Приморского края (С). Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте +Ме.

1. СИЕ-1001; 2. СИЕ-1002; 3. СИЕ-1003; 4. СИЕ-1011; 5. СИЕ-1012; 6. СИЕ-1044; 7. СИЕ-1022; 8. СИЕ-1066; 9. AUS-1071; 10. AUS-1071; 11. AUS-1015; 12. AUS-1007; 13. BBI-1114; 14. CHI-0803; 15. USS-0720; 16. BKA-0921; 17. SAD-0842; 18. VSE-1018; 19. VLA-0719; 20. SHA-0843; 21. RUS-0716; 22. SLA-1133; 23. MES-0721.

E. pendulinus (2, 3, 6, 9, 11, 12, 15, 17, 18, 20, 22)

E. brachyrodiooides (14, 16, 19, 21, 23)

E. vernicosus (1, 4, 5, 7, 8, 10, 13)

Рис. 44б. Дендрограмма, построенная по методу “полной

связи” на основе SDS-спектров выборочных образцов *E. pendulinus*, *E. brachyrodiooides* и *E. vernicosus* из Респ. Алтай, Респ. Бурятия, Забайкальского и Приморского края с использованием коэффициента Manhattan distance.

4.1.4. Молекулярно-генетический анализ

Для выявления признаков специфичности и генетического полиморфизма у *E. pendulinus*, *E. brachypodioides*, *E. vernicosus* нами был использован молекулярно-генетический анализ изменчивости межмикросателлитных последовательностей ДНК (ISSR). При сравнении ISSR-профилей, полученных с помощью 6 эффективных праймеров (17899В, 814, 844А, М2, НВ14, НВ12), был выявлен высокий полиморфизм межмикросателлитных последовательностей ДНК у исследованных видов (Kobozeva et al., 2013). 134 амплифицируемых фрагмента (табл. 12) с длинами, варьирующими в диапазоне от 250 до 2000 пар нуклеотидов были 100% полиморфны.

Таблица 12

Праймеры, использованные для изучения ДНК-полиморфизма образцов

Нуклеотидная последовательность 5`- 3`	Наименование праймера	Ta, °C	Общее число амплифицируемых фрагментов	Размер фрагментов ДНК, п.н.
(CA)8GG	17899В	47	18	350-1400
(CT)8TG	814	51	32	250-1700
(CT)8AC	844А	51	20	350-1500
(AC)8YG*	М2	56	25	300-2000
(CTC)3GC	НВ14	41	18	450-1700
(CAC)3GC	НВ12	42	21	450-1700

*Y = C или T

Наибольшее количество – 14 ISSR-фрагментов было получено при использовании праймера М2 – (AC)8YG, а наименьшее – 10, при использовании праймера НВ14 – (CTC)₃GC. Этот же праймер показал наибольшее различие между Приморскими и Алтайскими образцами независимо от видовой принадлежности. По изменчивости длин ампликонов наиболее эффективным показал себя праймер М2, наименее изменчивые профили были получены при использовании праймера НВ12 (рис. 45, 46).

Консенсусная дендрограмма, построенная по результатам использования 6 праймеров подтвердила наши предположения относительно данных видов (рис. 47). Исходя из наиболее достоверного числа бутструп поддержки – более 58% совпадений, следует, что наибольшим генетическим сходством обладают образцы из общих популяций, где чаще распределены близкородственные особи с близкой морфологией.

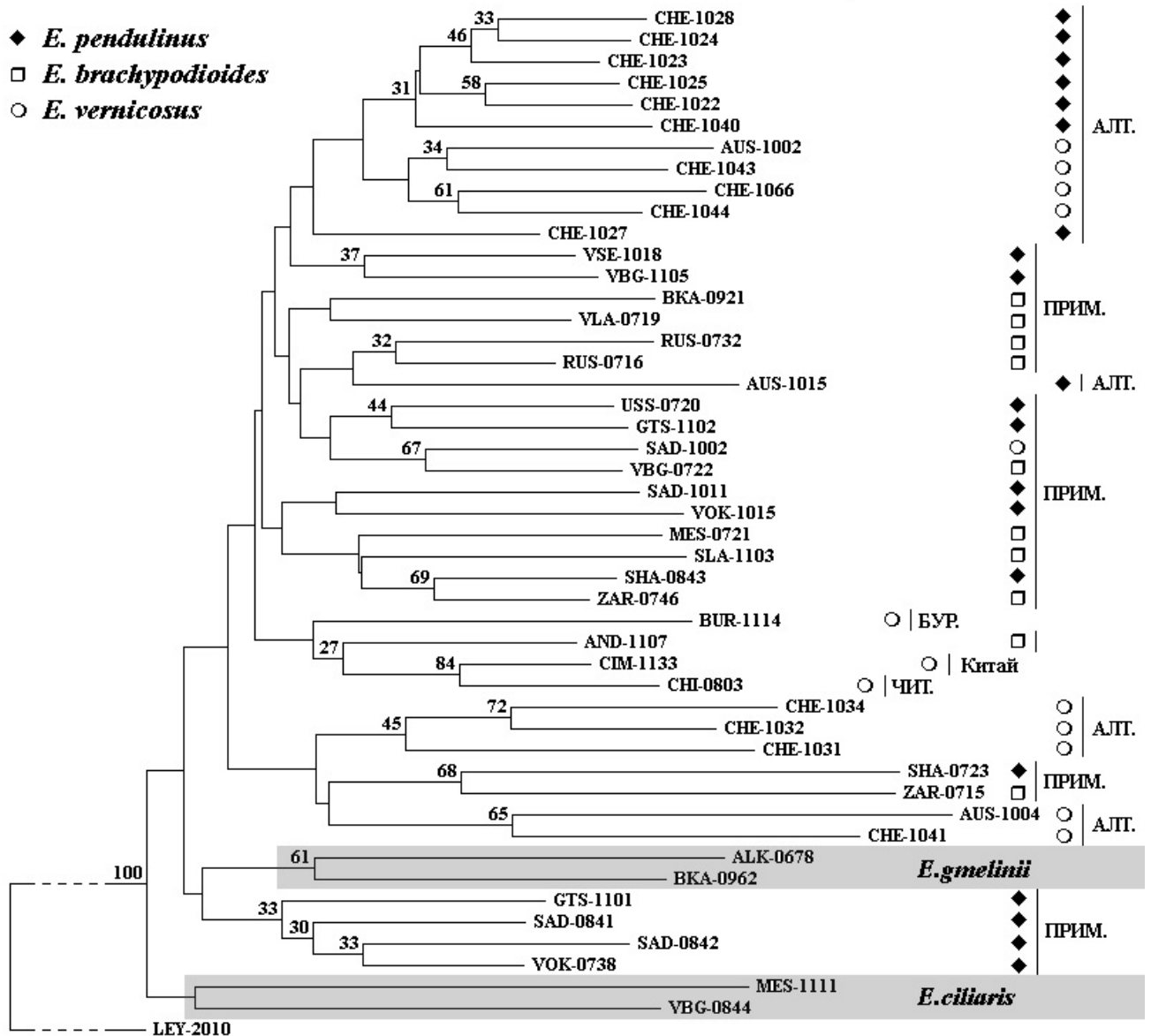


Рис. 47. Консенсусная дендрограмма NJ, построенная по результатам использования 6 праймеров с числовыми значениями бутструп поддержки.

Вместе с тем, попарно группировались образцы *E. pendulinus* и *E. vernicosus* из Горного Алтая, а также образцы *E. vernicosus* из Забайкальского края и Китая. В

Приморском крае значительное генетическое сходство показали образцы, относящиеся к разным видам: *E. vernicosus* группируется с *E. brachypodioides*, а *E. pendulinus* с *E. brachypodioides*.

Генетический полиморфизм видов увеличивается по мере расширения ареала. В целом, ISSR анализ выявил высокую дифференциацию образцов из Приморского края и значительно меньшие различия среди горно-алтайских образцов. Очевидно, это связано с тем, что данные таксоны распространены в Приморском крае значительно шире и представлены в природных сообществах гораздо большим числом микропопуляций, чем в Горном Алтае (Асбаганов, Кобозева, 2012). Это проявляется и в большем диапазоне всех морфологических характеристик.

Наряду с отмеченным полиморфизмом приморских и горно-алтайских выборок, выявлены признаки специфичности, обусловленные географической изоляцией в течение многих поколений. При этом на дендрограмме (рис. 47) не проявилось сколько-нибудь заметной корреляции между диагностическими признаками и генетическим расстоянием между образцами *E. pendulinus*. Это особенно проявилось в центральной части дендрограммы, где распределены преимущественно приморские образцы с разными признаками, выбранными в качестве диагностических. Такое распределение образцов, безусловно, свидетельствует о том, что разделение комплекса *E. pendulinus* на несколько таксонов видового ранга (*E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*) совершенно не оправдано. Вместе с тем, целесообразно выделение ряда внутривидовых таксонов на основе не только морфологического, но и генетического сходства между совокупностями особей.

Кроме того, получило косвенное подтверждение мнение ряда авторов о том, что *E. gmelinii* филогенетически более близок к *E. pendulinus*, чем *E. ciliaris* (Пробатова, 1985; Агафонов и др., 2010).

4.1.5. Репродуктивные взаимоотношения видов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*

Разграничение видов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* на основании экологической приуроченности, предложенное Н.Н. Цвелевым (2008) представляется сомнительным. По нашим наблюдениям, проведенным в периоды экспедиций, каждый из трех вышеназванных видов может занимать совершенно различные экологические ниши в пределах ареалов обитания. Микропопуляции и отдельные особи, соответствующие по морфотипам *E. pendulinus* и *E. brachypodioides* в южном Приморье, чаще всего занимали нарушенные антропогенные местообитания: границы лесов и кустарников, обочины дорог и урбанизированные зоны отчуждения. Среди горноалтайских популяций большинство особей, обитающих во влажных местах, формально следует отнести не к *E. brachypodioides*, а к *E. vernicosus* (гладкие НЦЧ и узлы стеблей). Образцы *E. vernicosus* из южной Бурятии и Внутренней Монголии КНР были обнаружены в лесном поясе. Такой же характер местообитаний отмечен для образцов *E. brachypodioides* (гладкие НЦЧ и опушенные узлы стеблей) из Забайкальского края. Ранее на примере StH-геномных видов рода *Elymus* было показано, что дифференциация таксонов по уровням скрещиваемости особей является важным показателем микроэволюционных событий, и этот принцип может быть использован для выяснения филогенетических отношений близкородственных таксонов (Агафонов, 1997, 2007; Герус, Агафонов, 2008). Нами была создана серия гибридов между особями комплекса *E. pendulinus* s. l., несущих разные морфологические признаки, в том числе диагностические для установления наличия или отсутствия репродуктивных барьеров в комплексе *E. pendulinus* s. l. Проведено изучение гибридов F₁ и выборки F₂ в нескольких комбинациях скрещивания с целью установления характера наследования различительных признаков и их таксономической значимости (табл. 13).

Таблица 13

Морфологическая характеристика образцов, составляющих комбинации для скрещиваний

Образец	Опушение НЦЧ	Опушение УС	Опушение ЛП верхних листьев	Опушение влагалищ нижних листьев	Соотношение КЧ/НЦЧ
Комбинация скрещивания <i>E. brachyrodiooides</i> MES-0721 × <i>E. pendulinus</i> USS-0720					
MES-0721	голые, по бокам короткие единичные щетинки	волосистые	голые	голые	0.6-0.7
USS-0720	по бокам длинно-щетинистые	волосистые	волосистые ближе к кончику ЛП	голые	0.7-0.8
Комбинация скрещивания <i>E. brachyrodiooides</i> ZAR-0746 × <i>E. pendulinus</i> SAD-0842					
ZAR-0746	голые, безреснитчатые	волосистые	голые	голые	0.7-0.8
SAD-0842-2	волосистые, длиннореснитчатые	голые	волосистые	волосистые	0.8-0.9
Комбинация скрещивания <i>E. brachyrodiooides</i> ВКА-0921 × <i>E. pendulinus</i> SAD-0842					
ВКА-0921	голые, по бокам единичные щетинки, безреснитчатые	волосистые в верхней части	голые	голые	0.7-0.8
SAD-0842-2	длинноволосистые, длиннореснитчатые	голые	длинно-густоволосистые	волосистые	0.8-0.9
Комбинация скрещивания <i>E. brachyrodiooides</i> VLA-0719 × <i>E. pendulinus</i> VOK-0738					
VLA-0719	редко мелкощиповатые по жилкам, по бокам коротко-щетинистые, с редкими ресничками	волосистые	голые	волосистые, реснитчатые	0.7-0.8
VOK-0738	редко длинноволосистые, длиннореснитчатые	голые	волосистые	голые	0.8-0.9
Комбинация скрещивания <i>E. pendulinus</i> AUS-1015 × <i>E. brachyrodiooides</i> VBG-0722					
AUS-1015	длинноволосистые, длиннореснитчатые	голые	голые	голые	0.7-0.8
VBG-0722	голые, по бокам единичные щетинки, безреснитчатые	волосистые	редковолосистые	голые	0.6-0.7

Полученные результаты анализа семенной продуктивности гибридов F_1 показали высокую половую совместимость биотипов, морфологически соответствующих разным видам (табл. 14).

Таблица 14

Наивысшие значения семенной фертильности (СФ) гибридов и уровни половой совместимости **Cs** биотипов комплекса *E. pendulinus* с различающейся морфологией в поколениях F_1 и F_2

№ п/п	Комбинация скрещивания	Наивысшие значения СФ в поколениях, %				Уровень половой совмести- мости Cs
		F_1	N_{F1}	F_2	N_{F2}	
1	MES-0721 brach × USS-0720 pend	78.8	3	92.4	80	α_1
2	BKA-0921 brach × SAD-0842 pend	18/5(#)	2	73.6	14	α_2
3	ZAR-0746 brach × SAD-0842 pend	43.0	1	75.0	43	α_1
4	VLA-0719 brach × VOK-0738 pend	75.9	1	84.2	72	α_1
5	AUS-1015 pend × VBG-0722 brach	98/18(#)	2	72.2	21	α_2
6	CHE-1044 verni × AUS-1015 pend	89.0	2	–	78	α_1

N_{F1} и N_{F2} — число растений, проанализированных в F_1 и в F_2 соответственно
(#) — дробью обозначено число зерновок всего (N) собранное с числа колосьев (M)
Уровни **Cs** определены согласно А.В. Агафонову (1997), Agafonov & Salomon (2002).

При этом два гибридных растения AUS-1015 × VBG-0722 с участием родителей из отдаленных популяций Приморья и Горного Алтая показали более низкие значения СФ, чем гибриды, образованные приморскими биотипами независимо от формальной видовой принадлежности.

Результаты анализа семенной продуктивности межвидового гибрида *E. brachypodioides* MES-0721 × *E. pendulinus* USS-0720 из Приморского края в F_1 показали высокую половую совместимость биотипов, морфологически соответствующих разным видам. Все гибридные растения F_1 обладали нормально развитыми пыльниками с жизнеспособной пылью (рис. 48), а в поколении F_1 было обнаружено ни одного стерильного растения. Признак опушения НЦЧ у семян этих растений показано на рис. 49.



Рис. 48. Фрагменты колосков родительских образцов *E. brachypodioides* MES-0721, *E. pendulinus* USS-0720 и гибрида F_1 с растрескивающимися пыльниками.

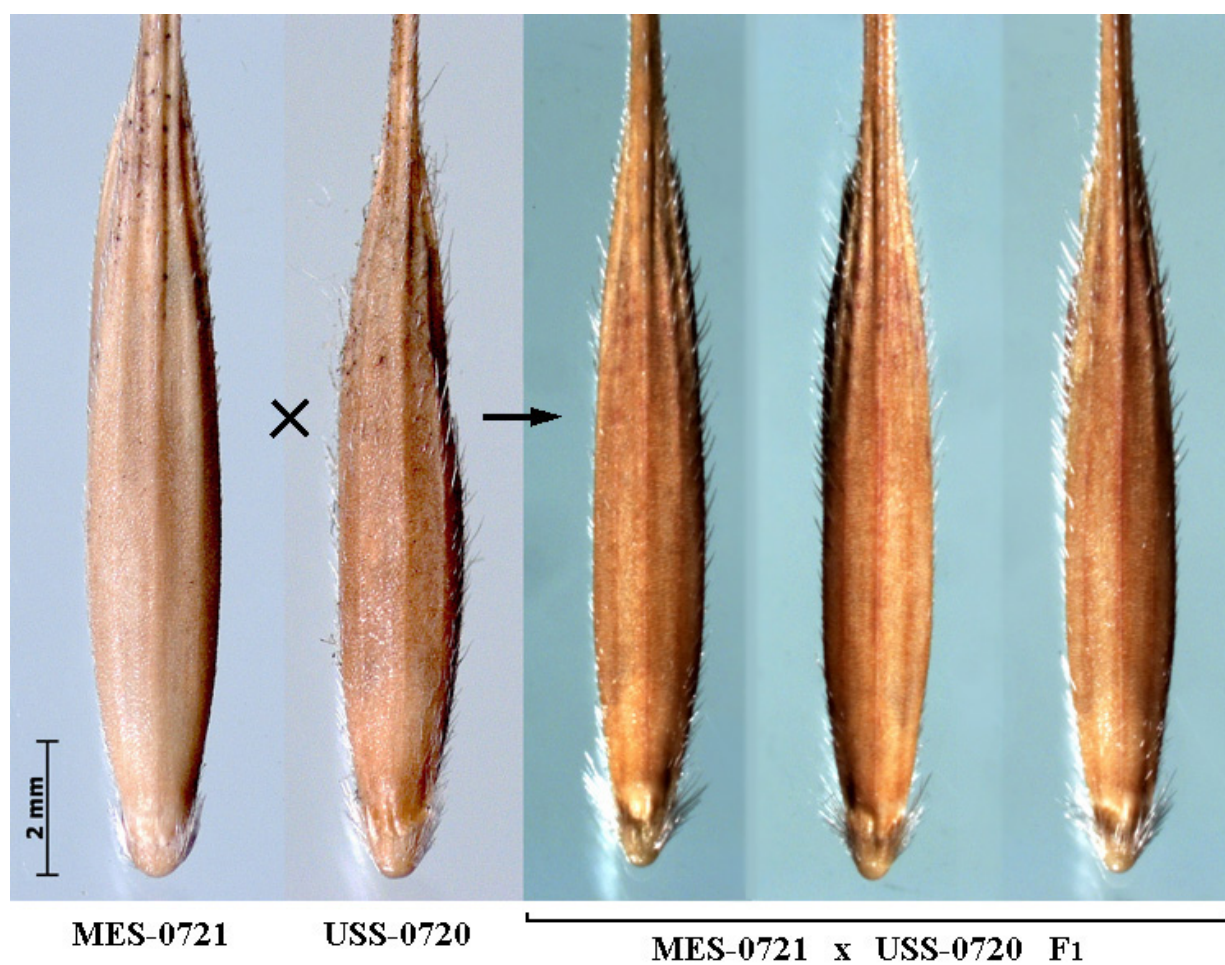


Рис. 49. Опушение НЦЧ родительских биотипов *E. brachypodioides* MES-0721, *E. pendulinus* USS-0720 и гибрида F_1 .

В поколении F₂ гибридизация *E. brachypodioides* MES-0721 × *E. pendulinus* USS-0720 показала расщепление растений по анализируемому признаку – наличию трихом на НЦЧ (табл. 15). Родительские особи различались по признаку опушения НЦЧ и незначительно по опушению ЛП, поэтому, для анализа мы использовали только признак опушения НЦЧ.

Поскольку при гибридизации признаки распределяются у потомков по правилам цитогенетики и существует множество проявлений этих признаков в различных комбинациях, в данном случае мы предполагаем дигенное наследование диагностических признаков “опушение НЦЧ” и “опушение УС”. Данное предположение строится на ранее полученных результатах в комплексе камчатских видов *E. charkeviczii* s. l. (Агафонов, Герус, 2008).

Таблица 15

Расщепление гибридов F₂ *E. brachypodioides* MES-0721 × *E. pendulinus* USS-0720 по признаку опушения НЦЧ

№	Признак опушения НЦЧ	Кол-во растений в F ₂
1	Голые, единично щетинистые по жилкам	20
2	Шиповатые по бокам	40
3	Щетинистые по бокам	20
Всего проанализировано особей		80

Расщепление показало четкое распределение признаков в соотношении 1:2:1, что свидетельствует о моногенном наследовании признаков даже без использования статистических методов обработки данных.

Гибридизация *E. brachypodioides* VLA-0719 × *E. pendulinus* VOK-0738 из окр. г. Владивосток показала расщепление растений F₂ по качественным признакам. Родительские особи различались по ряду морфологических признаков (табл. 13). При этом образец VOK-0738 – морфологически был похож на *E. kurilensis*, согласно ключам определителя сводки Н.С. Пробатовой (1985), формально отличаясь от него лишь местонахождением.

В анализе расщепления межвидового гибрида VLA-0719 × VOK-0738 нами были рассмотрены следующие признаки: опушение влагалищ нижних листьев и наличие ресничек по краю влагалища листа; опушение УС; опушение верхней

стороны ЛП перед колосом (флаговый лист); типы трихом НЦЧ — шипиков, щетинок, волосков; ресничек по краю НЦЧ.

Анализируемая выборка первоначально состояла из 95 растений F_2 . Признаки опушения влагалищ и наличия ресничек по краю влагалища листа, наиболее хорошо идентифицировались в прегенеративный период на живых растениях (рис. 27), тогда как расщепление остальных признаков было зафиксировано на генеративных побегах у 72 растений.

Множественные варианты распределения признаков опушения поверхности влагалища листа и наличия ресничек по краю влагалища (табл. 16) позволило нам сделать вывод об их независимом наследовании и подтвердило необходимость рассматривать эти признаки в отдельности друг от друга.

Таблица 16

Расщепление по признаку опушения наружной поверхности влагалищ нижних листьев гибридов F_2 *E. brachypodioides* VLA-0719 × *E. pendulinus* VOK-0738

№	Фенотипическое проявление признака	Кол-во растений в F_2
1	Голые безреснитчатые	60
2	Голые реснитчатые по краю	7
3	Редковолосистые реснитчатые	4
4	Редковолосистые безреснитчатые	5
5	Густоволосистые безреснитчатые	19
Всего проанализировано особей		95

Кроме того, нами обнаружено, что побеги одной особи могут иметь различное опушение влагалищ нижних листьев, включая и четко различающиеся признаки – голые безреснитчатые и редковолосистые внутри одного растения. Учитывая этот фактор, растения с различным опушением мы относили к гетерозиготным растениям с волосистой поверхностью влагалища листа, поскольку наличием опушения даже некоторых листьев нельзя было пренебречь.

Если рассмотреть расщепление гибридов F_2 по признакам опушения поверхности влагалища листа, без учета ресничек, то соотношение следующее: голых – 67, волосистых – 28 (табл. 17). Возможно, часть растений – есть результат возвратного скрещивания, либо случайной гибридизации еще с каким-либо совместно растущим образцом *E. pendulinus*.

Таблица 17

Фенотипическое расщепление гибридов F₂

E. brachypodioides VLA-0719 × *E. pendulinus* VOK-0738

по признаку опушения наружной поверхности влагалищ нижних листьев

№	Фенотипические классы	Кол-во растений в F ₂	Фенотипы, составляющие классы
1	Голые	67	Голые (67)
2	Волосистые	28	Редковолосистые (9) Густоволосистые (19)
Всего проанализировано особей		95	

В качестве статистического критерия, с помощью которого можно оценить и проверить согласие полученных нами опытных данных и неизвестных параметров модели, нами был применен наиболее часто используемый и эффективный способ проверки гипотезы – критерий “хи-квадрат”. Для того чтобы оценить, соответствуют ли результаты расщепления гибридов F₂ по признаку опушения влагалищ листа гипотезе моногибридного скрещивания, был произведен расчет значений χ^2 и приведен в табличной форме (табл. 18).

Таблица 18

Расчет критерия χ^2 по признаку опушения наружной поверхности влагалищ нижних листьев у гибридов F₂ *E. brachypodioides* VLA-0719 × *E. pendulinus* VOK-0738 при фактических численностях в F₂: A₋ - 67 (голых); aa- 28 (волосистых)

Фенотипические классы	Ожидаемая доля	Численность		Отклонение p-q (d)	d ²	d ² /q
		Фактическая p	Ожидаемая q			
A-	0.75	67	71.25	-4.25	18.0625	0.253
aa	0.25	28	23.75	4.25	18.0625	0.76
Сумма	1	95	95	0	36.125	$\chi^2 = 1.014$

Далее следует установить, подтверждает ли полученное значение ($\chi^2 = 1.014$) исходную гипотезу, т.е. можно ли разность между теоретически ожидаемой и реально наблюдаемой величинами отнести на счет случайности. Для этого, необходимо обратиться к числу степеней свободы и уровню значимости (достоверности). Число степеней свободы определяется как число “классов”, объемы которых должны быть известны для того, чтобы подсчитать объемы всех классов, исходя из общего объема выборки. В рассматриваемом примере число

степеней свободы равно единице, т.к. если мы знаем объем одного класса (например, 28 растений с волосистым влагалищем листа), то можно определить объем класса растений с голым влагалищем листа вычитанием объема первого из общего объема ($95-28 = 67$). В данном эксперименте число степеней свободы на единицу меньше числа классов, т.е. $n-1$, поскольку последний класс может быть подсчитан вычитанием суммы всех остальных классов из их общего числа.

Уровень значимости отражает риск того, что мы отвергнем нулевую гипотезу. Различия между ожидаемыми и наблюдаемыми значениями могут варьировать в силу случайных причин, но если вероятность того, что расхождения объясняются случайными причинами, очень мала, то гипотеза отвергается, хотя и не исключено, что она верна. Обычно в качестве уровня значимости выбирают значение 5%. Это означает, что гипотеза считается не соответствующей наблюдениям, если вероятность того, что расхождения между теоретически ожидаемыми и наблюдаемыми в эксперименте данными, обусловленными только случайными причинами, составляет не более 5%, или 1 на 20 проб (Лобашев, 1967).

Значение χ^2 для признака опушения поверхности влагалищ нижних листьев равно 1.014, степень свободы одна. Расхождения между теоретическими и экспериментальными значениями допустимо, поскольку оно меньше значения χ^2 для одной степени свободы и 5%-ного уровня значимости (согласно табличным значениям, последнее равно 3.84). Следовательно, мы можем утверждать, что данные эксперимента согласуются с гипотезой моногибридного скрещивания и что различие между ожидаемыми и наблюдаемыми значениями объясняется случайными причинами.

При выяснении наиболее точного уровня значимости или возможной вероятности мы использовали методику М.Е. Лобашева (1967), где значение пределов вероятностей, указывают на соответствие получаемых и ожидаемых частот. При χ^2 равном 1.014, вероятность P , того, что полученные отклонения случайны оказывается между 0.50 и 0.20 ($0.50 > P > 0.20$), что указывает на соответствие получаемых и ожидаемых частот примерно в 1 случае из 2, что

говорит о совпадении фактических данных с теоретически ожидаемыми.

Далее, мы будем приводить только таблицы расчета критерия χ^2 , сравнивая его с табличным значением, которое будет обозначено, например как “ $\chi^2_{05} = 3.84$ ”, что означает табличное значение при уровне значимости 0,05 с числом степеней свободы – 1. Также будет показана вероятность P, того, что полученные отклонения случайны (Лобашев, 1967).

При рассмотрении гипотезы моногенного наследования применительно к признаку “наличие ресничек по краю влагалищ нижних листьев”, при фактической численности: А_- 84 (безреснитчатые), аа- 11 (реснитчатые), критерий χ^2 предположение не подтвердил ($\chi^2 = 9.126 > \chi^2_{05} = 3.84$).

Признак “опушение узлов стебля” был проанализирован на генеративных побегах 72 особей. Было зафиксировано 3 проявления признака: голые гладкие УС, коротко-волосистые слабоопушенные, длинно-густоопушенные УС, которые составили два фенотипических класса – голые УС и опушенные (табл. 19), поскольку идентификация промежуточных форм оказалась весьма затруднительной, из-за экспрессивного (множественного) проявления признака.

Таблица 19

Расщепление гибридов F₂ *E. brachypodioides* VLA-0719 × *E. pendulinus* VOK-0738 по признаку опушения узлов стебля

№	Фенотипические классы	Кол-во растений в F ₂	Фенотипы, составляющие классы
1	Голые	17	Голые, гладкие (17)
2	Опушенные	55	Коротко-волосистые слабоопушенные (6); Длинно-густоопушенные (49)
Всего проанализировано особей		72	

Таким образом, распределение признаков в фенотипические классы произошло в численном соотношении 55 опушенных : 17 голых (табл. 20), что согласуется с нулевой гипотезой о моногенном наследовании признака.

Таблица 20

Расчет критерия χ^2 по признаку опушения узлов стебля у гибридов F₂
E. brachypodioides VLA-0719 × *E. pendulinus* VOK-0738
 при фактических численностях в F₂: A₋ - 55 (опушенных); aa- 17 (голых)

Фенотипические классы	Ожидаемая доля	Численность		Отклонение p-q (d)	d ²	d ² /q
		Фактическая p	Ожидаемая q			
A-	0.75	55	54	1	1	0.018
aa	0.25	17	18	-1	1	0.055
Сумма	1	72	72	0	2	$\chi^2 = 0.074$

$\chi^2_{05} = 3.84$ (гипотеза моногенного наследования признака верна) при $0.80 > P > 0.50$

Для учета признака “опушение ЛП перед колосом” нами рассматривалось опушение верхней стороны ЛП. Этот признак имел различную степень фенотипического проявления: от голых, шероховатых до длинно-густоволосистых ЛП. Особенность ЛП *E. pendulinus* s.l. в том, что она не бывает абсолютно голой и гладкой. На обеих сторонах листа в большей или меньшей степени проявляются мельчайшие шипики, расположенные в основном по жилкам, возможность визуализации которых открывается только при более чем ×50 увеличении. Таким образом, при отсутствии опушения на верхней части ЛП, мы использовали термин “голые, шероховатые”. Нижняя часть ЛП для характеристики признака опушения ЛП не учитывалась, поскольку для всех образцов растений характерна голая, шероховатая поверхность нижней стороны ЛП.

Распределяя признаки по фенотипическим классам, выборка делится на волосистые и голые фенотипы в численном соотношении 50:19 (табл. 21), что может быть гипотетически принято как 3:1.

Таблица 21

Фенотипическое расщепление гибридов F₂

E. brachypodioides VLA-0719 × *E. pendulinus* VOK-0738 по признаку опушения верхней стороны листовой пластинки перед колосом (флаговый лист)

№	Фенотипические классы	Кол-во растений в F ₂	Фенотипы, составляющие классы
1	Голые	19	Голые, шероховатые (19)
2	Волосистые	50	Коротковолосистые (17); Длинноволосистые (16) Длинно-густоволосистые(17)
Всего проанализировано особей		69	

При помощи критерия χ^2 проверяем гипотезу моногенного наследования опушения листовых пластинок (табл. 22).

Таблица 22

Расчет критерия χ^2 по признаку опушения верхней стороны ЛП перед колосом у гибридов F₂ *E. brachypodioides* VLA-0719 × *E. pendulinus* VOK-0738 при фактических численностях в F₂: А₋ - 50 (волосистых); аа- 19 (голых)

Фенотипические классы	Ожидаемая доля	Численность		Отклонение p-q (d)	d ²	d ² /q
		Фактическая p	Ожидаемая q			
А-	0.75	50	51.75	-1.75	3.0625	0.059
аа	0.25	19	17.25	1.75	3.0625	0.177
Сумма	1	69	69	0	6.125	$\chi^2 = 0.236$

$\chi^2_{05} = 3.84$ (гипотеза моногенного наследования признака верна) при $0.80 > P > 0.50$

При анализе расщепления гибридов F₂ по признаку “опушение НЦЧ” мы столкнулись с множеством несколько различающихся фенотипов. Принимая во внимание наиболее стабильный признак типа трихом, без учета их варьирующей длины и плотности расположения, все проявления признаков в данном расщеплении можно распределить на 4 группы (табл. 23).

Таблица 23

Фенотипическое расщепление гибридов F₂ *E. brachypodioides* VLA-0719 × *E. pendulinus* VOK-0738 по признаку “опушение НЦЧ”

№	Фенотипические классы	Кол-во растений в F ₂	Фенотипы, составляющие классы
1	Голые гладкие	6	Голые гладкие (6)
2	Шиповатые	6	Голые единично шиповатые (6)
3	Щетинистые	12	Редкощетинистые (4); Щетинистые (8)
4	Волосистые	45	Коротковолосистые (14); Длинноволосистые (29) Длинно-густоволосистые(2)
Всего проанализировано особей		69	

Поскольку признаки четко разделились на четыре класса (табл. 24), нулевая гипотеза будет состоять в дигенном наследовании и количество степеней свободы для табличного значения χ^2 будет равно трем.

Таблица 24

Расчет критерия χ^2 по признаку “опушение НЦЧ” у гибридов F₂ *E. brachypodioides* VLA-0719 × *E. pendulinus* VOK-0738

при фактических численностях в F₂: A_B_ - 45 (волосистых) : A_bb - 12 (щетинистых) : aaB_ - 6 (шиповатых) : aabb - 6 (голых гладких)

Фенотипические классы	Ожидаемая доля	Численность		Отклонение p-q (d)	d ²	d ² /q
		Фактическая p	Ожидаемая q			
A-B-	0.5625	45	38.812	6.187	38.285	0.986
A-bb	0.1875	12	12.937	-0.938	0.878	0.067
B-aa	0.1875	6	12.937	-6.938	48.128	3.72
aabb	0.0625	6	4.312	1.687	2.847	0.66
Сумма	1	69	69	0	90.14	$\chi^2 = 5.434$

$\chi^2_{05} = 7.82$ (гипотеза дигенного наследования признака верна) при $0.20 > P > 0.05$

Вариабельность ресничек НЦЧ невысокая по длине и плотности их расположения, поэтому фенотипические классы определились в связи с наличием или отсутствием ресничек по краям НЦЧ: реснитчатые и безреснитчатые НЦЧ (табл. 25).

Таблица 25

Фенотипическое расщепление гибридов F₂ *E. brachypodioides* VLA-0719 × *E. pendulinus* VOK-0738 по признаку “наличие ресничек НЦЧ”

№	Фенотипические классы	Кол-во растений в F ₂	Фенотипы, составляющие классы
1	Безреснитчатые	15	Шиповатые по краю (2) Щетинистые по краю (13)
2	Реснитчатые	54	Короткореснитчатые (16) Длиннореснитчатые (38)
Всего проанализировано особей		69	

При помощи критерия χ^2 проверяем гипотезу моногенного наследования признака “наличие ресничек НЦЧ” (табл. 26).

Таблица 26

Расчет критерия χ^2 по признаку “наличие ресничек НЦЧ” у гибридов F₂ *E. brachypodioides* VLA-0719 × *E. pendulinus* VOK-0738 при фактических численностях в F₂: A₋ - 54 (реснитчатых); aa- 15 (безреснитчатых)

Фенотипические классы	Ожидаемая доля	Численность		Отклонение p-q (d)	d ²	d ² /q
		Фактическая p	Ожидаемая q			
A-	0.75	54	51.75	2.25	5.0625	0.097
aa	0.25	15	17.25	-2.25	5.0625	0.293
Сумма	1	69	69	0	10.125	$\chi^2 = 0.391$

$\chi^2_{05} = 3.84$ (гипотеза моногенного наследования признака верна) при $0.80 > P > 0.50$

Успешно была проведена межвидовая гибридизация образцов Алтайского и Приморского происхождения *E. pendulinus* AUS-1015 × *E. brachypodioides* VBG-0722. Расщепление потомков в F₂ анализировали по трем признакам (два из которых являются диагностическими): “выраженность трихом на НЦЧ”, “опушение УС” и “опушение ЛП перед колосом”. В данной выборке, у всех растений присутствовали реснички на НЦЧ. Из-за небольшого числа растений в анализируемой выборке (21) провести достоверный анализ генетического контроля признаков не представляется возможным. В связи с этим, нами были проанализированы только три вышеназванных признака, расщепление которых может указать на отсутствие генетической изоляции между видами (табл. 27).

Таблица 27

Расщепление выборки, состоящей из 21 гибридных растений F₂ *E. pendulinus* AUS-1015 × *E. brachypodioides* VBG-0722 по анализируемым признакам

Фенотипическое проявление признака	Кол-во растений в F ₂
Опушение НЦЧ	
Короткоредковолосистые	8
Длинноредковолосистые	6
Длинногустоволосистые	7
Опушение УС	
Голые гладкие	3
Коротковолосистые	10
Длинноволосистые	8
Опушение ЛП	
Голые гладкие	19
Редковолосистые	2

Следующая межвидовая гибридизация растений *E. brachypodioides* ZAR-0746 × *E. pendulinus* SAD-0842 из Приморского края (из окр. пос. Зарубино, Хасанский р-н и ж/д ст. Садгород, г. Владивосток) показала сходные результаты с предыдущей гибридизацией. Родительские особи различались по ряду морфологических признаков (табл. 13) и, выборка растений F₂ показала расщепление по анализируемым признакам – “выраженность трихом на НЦЧ”, “наличие ресничек по краю НЦЧ” и “опушение узлов стебля” (табл. 28).

Таблица 28

Расщепление выборки, состоящей из 40 гибридных растений F₂ *E. brachypodioides* ZAR-0746 × *E. pendulinus* SAD-0842 по анализируемым признакам

Фенотипическое проявление признака	Кол-во растений в F ₂
Опушение НЦЧ	
Голые гладкие	5
Единично щетинистые по жилкам	18
Коротковолосистые	12
Длинноволосистые	5
Наличие ресничек по краю НЦЧ	
Безреснитчатые	5
Реснитчатые	35
Опушение УС	
Голые	10
Волосистые	24
Коротковолосистые слабоопушенные	6

Гибридизация между видами *E. brachypodioides* ВКА-0921 × *E. pendulinus* SAD-0842 из Приморского края (из окр. г. Большой Камень и ж/д ст. Садгород, г. Владивосток) показала расщепление растений F₂ по анализируемым признакам – “выраженность трихом на НЦЧ”, “наличие ресничек по краю НЦЧ” и “опушение УС”. Родительские особи различались по нескольким морфологическим признакам (табл. 13). В данной выборке, подобно предыдущей, из-за небольшого числа анализируемых растений (13), не представляется возможным провести достоверный анализ генетического контроля признаков. Здесь нами также проанализированы только три вышеназванных признака (табл. 29).

Таблица 29

Расщепление выборки, состоящей из 13 гибридных растений F₂ *E. brachypodioides* ВКА-0921 × *E. pendulinus* SAD-0842 по анализируемым признакам

Фенотипическое проявление признака	Кол-во растений в F ₂
Опушение НЦЧ	
Голые гладкие	4
Единичнощетиные	1
Коротковолосистые по жилкам	2
Единичноволосистые	1
Длинноволосистые	5
Наличие ресничек по краю НЦЧ	
Безреснитчатые	3
Реснитчатые	10
Опушение УС	
Голые	3
Волосистые	7
Коротковолосистые слабоопушенные	1
Коротко-щетиные	2

Расщепление признаков в результате успешной межвидовой гибридизации на родительские и рекомбинантные фенотипы свидетельствует об отсутствии генетической изоляции между видами.

По результатам данных скрещиваний можно утверждать, что на территории России генотипы разных видов представляют собой единый рекомбинационный пул генов независимо от формальной видовой принадлежности. Это означает, что разделение комплекса *E. pendulinus* на несколько таксонов видового ранга

(*E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*) совершенно не оправдано. Вместе с тем, целесообразно выделение ряда внутривидовых таксонов на основе не только четких морфологических признаков, но и с учетом генетического родства между совокупностями особей и локальных популяций.

Выводы по подглаве 4.1.

1. По признаку опушения НЦЧ в популяциях *E. pendulinus* s. l. Южного Приморья и Горного Алтая были обнаружены как голые и гладкие, безреснитчатые, так и длиннощетинистые, реснитчатые НЦЧ со всеми переходными состояниями. По признаку опушения УС в некоторых популяциях Южного Приморья найдены особи как с голыми, так и с волосистыми в разной степени УС, в том числе с полуопушенными, т.е. ряд популяций формально состоит из трех видов – *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*. Была отмечена изменчивость по признакам листа (опушению ЛП, наличию, либо отсутствию ресничек по краям ЛП, опушению влагалищ нижних листьев) и относительной длине КЧ.
2. Электрофоретический анализ запасных белков эндосперма зерновок у образцов *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* из разных точек ареала не выявил какой-либо видовой специфичности полипептидных спектров. При этом горно-алтайская выборка показала бóльшую однородность по этому признаку, чем образцы из Приморского края.
3. Молекулярно-генетический анализ варибельности межмикросателлитных последовательностей ДНК (ISSR) выявил высокую дифференциацию образцов из Приморского края и значительно меньшие различия среди горно-алтайских образцов. Очевидно, это связано с тем, что данные таксоны распространены в Приморском крае значительно шире и представлены в природных сообществах наибольшим числом микропопуляций, чем в Горном Алтае. Это проявляется и в большем диапазоне всех морфологических характеристик.
4. Результаты межвидовой гибридизации в пяти комбинациях скрещивания показали отсутствие репродуктивных барьеров между видами *E. pendulinus*,

E. brachypodioides и *E. vernicosus*. Большинство гибридных растений F₁ обладали нормально развитыми пыльниками с жизнеспособной пылью. Расщепление признаков в F₂ практически во всех комбинациях скрещивания происходило по моногенному типу, исключением было дигенное наследование признака “опущение НЦЧ” в комбинации скрещивания *E. brachypodioides* VLA-0719 × *E. pendulinus* VOK-0738.

5. В целом, *E. pendulinus* s. l. имеет обширный ареал, но на территорию России заходит только самой северной своей частью. Такие виды всегда обладают широким диапазоном генотипической изменчивости, которая на уровне фенотипов проявляется в непрерывном характере вариабельности. Это может означать, что разделение комплекса *E. pendulinus* на несколько таксонов видового ранга (*E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*) совершенно не оправдано. Вместе с тем, целесообразно выделение ряда внутривидовых таксонов на основе не только четких морфологических признаков, но и с учетом генетического родства между совокупностями особей и локальных популяций.

4.2. Уровни морфологической и биохимической специфичности и репродуктивной обособленности видов подсекции *Ciliares*: *E. ciliaris* и *E. amurensis*

4.2.1. Номенклатура и синонимика

Elymus ciliaris (Trin.) Tzvelev был описан К. Б. Триниусом в 1833 г. в составе рода *Triticum* L. как *T. ciliare* Trin. из Северного Китая по сборам А.А. Бунге. В течение многих десятилетий существовала заметная путаница с отнесением морфологически сходных природных экземпляров современного *E. ciliaris* (Trin.) Tzvelev к разным родам злаков. Только в начале XX века В.П. Дробов (1914) обобщил многолетние данные и предложил различать два близких, но самостоятельных вида *Agropyron ciliare* (Trin.) Franch. и *A. amurense* Drob., приняв комплекс взаимосвязанных признаков за диагностические: опушение листа (влагалища и листовой пластинки), число цветков в колоске, форму и опушение колосковых чешуй, а также степень опушения нижних цветковых чешуй. При этом основой для описания и разграничения видов автору послужило очень незначительное число гербарных образцов (6 для *E. ciliaris* и 3 для *E. amurensis*). С.А. Невский (1934) сохранил самостоятельность видов в составе восстановленного им рода *Roegneria* C. Koch. (табл. 30).

Н.Н. Цвелев (1972) включил род *Roegneria* в состав рода *Elymus* L. в качестве самостоятельной секции *Goulardia* (Husnot) Tzvelev и придал двум вышеназванным видам ранг подвидов *E. ciliaris* s. l. С. К. Черепанов (1981) восстановил видовой ранг *E. amurensis* (Drob.) Czer. наряду с самостоятельным видом *E. ciliaris*. Впоследствии эти два вида были выделены в самостоятельную подсекцию *Ciliares* (Nevski) Tzvelev (Цвелев, Пробатова, 2010).

Основные диагностические признаки *Roegneria amurensis* (Drob.) Nevski и *R. ciliaris* (Trin.) Nevski согласно С.А. Невскому (1934)

Признак	<i>R. amurensis</i>	<i>R. ciliaris</i>
Растение, Стебель	Ст. толстоватые, 80—100 см выс., при основании слабо коленчато-изогнутые	Р. 70—100 см выс., образующее негустые дерновины
Влагалища, Листовые пластинки (ЛП)	вл. нижн. л. волосистые с торчащими вверх волосками; л. сверху и снизу сильно волосистые*, 0.4—0.8 см шир.	л. снизу и сверху голые, шероховатые, 0.4—0.9 см шир.; вл. голые.
Колосья	Колосья 10—20 см дл., наклоненные или почти прямые, билатеральные	Колосья двусторонние, прямые или наклоненные, (10) 14—22 см дл.
Колоски (клк)	клк. зеленые, 5-7-цветковые;	клк. сизовато-зеленые, 7—9-цветковые
Колосковые чешуи (КЧ)	клк. чш. ланцетные, наверху заостренные, с 5—7 жилками, по жилкам и в верхней части по краю шероховатые от коротеньких жестких щетинок, почти равные нижнему цветку, 0.7—1 см дл.	клк. чш. эллиптически-ланцетные, сразу суженные, с оч. коротким остевидным окончанием, по краю ресничатые, с (5)—7 жилками, 0.6—0.8 см дл., немного короче нижнего цветка
Нижние цветковые чешуи (НЦЧ)	нижн. цв. чш. 0.9—1 см дл., ланцетная, шероховатая от оч. мелких прижатых щетинок, по краю с жесткими ресничками, продолжена в отогнутую ость 2—2.5 см дл.	нижн. цв. чш. ланцетная, 0.8—1 см дл., волосистая, по краю длинно-ресничатая, с отогнутой остью до 2.5 см дл.
Верхние цветковые чешуи (ВЦЧ)	верхн. цв. чш. значительно короче нижней, 0.7 см дл., кверху расширенная и округло-притупленная	верхн. цв. чш. 0.6—0.7 см дл. значительно короче нижней, наверху округло-притупленная
Пыльники	2.5 мм дл.	2 мм дл.

* Курсивом выделены основные различия видов

Последний диагноз Н.Н. Цвелева и Н.С. Пробатовой (2010), в основу которого положен признак опушения листа, противоречит ранним диагнозам Н.С. Пробатовой (1985), где более значимую роль играл признак наличия трихом и ресничек на НЦЧ. Ключи для определения видов приведены ниже.

22. Нижн. цв. чеш. близ краев длиннореснитчатые. Л. пласт. голые, сверху б. м. шероховатые (лишь редко сверху волосистые) *E. ciliaris*
 — Нижн. цв. чеш. голые, близ краев шероховатые. Л. пласт. с обеих сторон или только сверху волосистые 9. *E. amurensis*
 (Пробатова, 1985)

49. Лист. пласт. снизу гладкие или почти гладкие, сверху б. м. шероховатые, но без волосков. Пыльн. обычно 1,5-2 мм дл. *E. ciliaris*
 + Лист. пласт. с обеих сторон или только с верхн. стороны коротковолосистые. Пыльн. обычно 2-3 мм дл. 22. *E. amurensis*
 (Цвелев, Пробатова, 2010)

По данным японских и европейских исследователей *E. ciliaris* понимается, как единый полиморфный вид (Bothmer et al., 2005), распространенный в юго-восточной части Евразии (рис. 50).

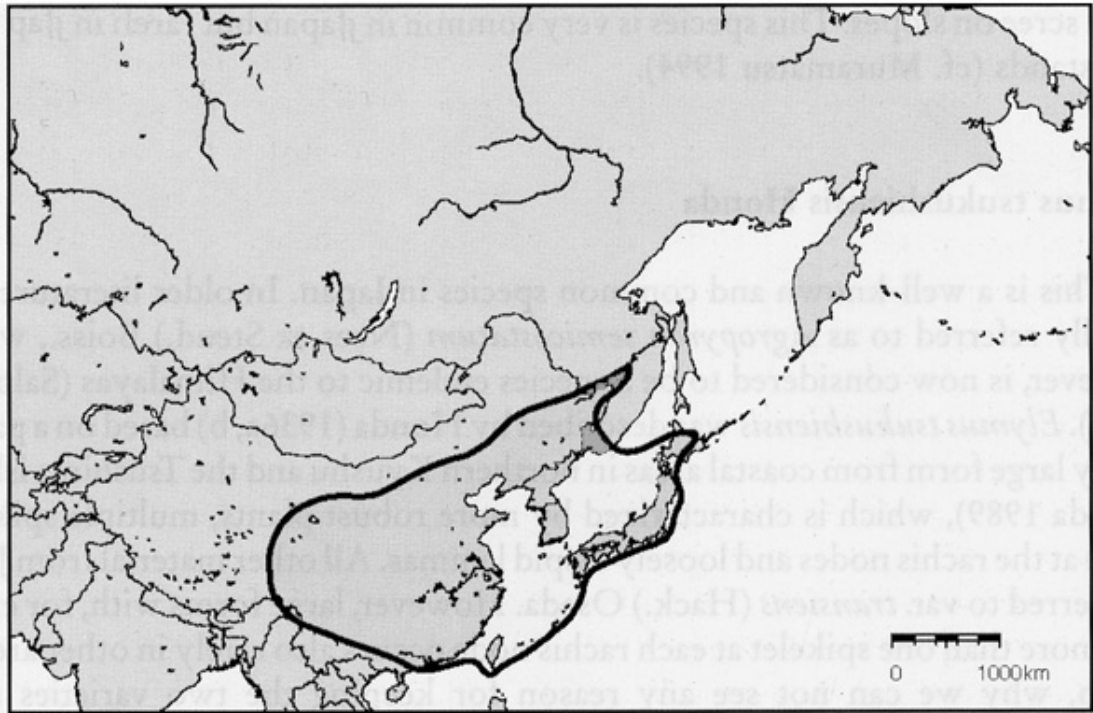


Рис. 50. Карта ареала *E. ciliaris*, согласно Bothmer et al. (2005).

На территории Китая, где расположена основная часть ареала (рис. 50), *E. ciliaris* также признается как один вид, включающий 6 разновидностей, в том числе *E. ciliaris* var. *amurensis* (Drob.) S. L. Chen (Chen, 1997). Приводим ключ для определения этих разновидностей (Chen, Zhu, 2006; перевод автора):

- 1a.** ЛП от гладких до шероховатых.
- 2a.** НЦЧ шероховатые по спинкам, по краям реснитчатые; ВЦЧ в верхней части вдоль килей шероховатые *Elymus ciliaris* var. *hackelianus* (Honda) G. Zhu et S.L. Chen
- 2b.** НЦЧ щетинистые по спинкам, вдоль краев длинно-реснитчатые; ВЦЧ наверху между килями волосистые.
- 3a.** Ости НЦЧ 10-30 мм дл. *E. ciliaris* var. *ciliaris*
- 3b.** Верхушки НЦЧ заостренные или с остью 1–3(7) мм дл.
 *E. ciliaris* var. *submuticus* (Honda) S.L. Chen
- 1b.** ЛП опушенные или густо волосистые по обеим сторонам.
- 4a.** КЧ эллиптически-ланцетовидные, с заостренными верхушками, вдоль жилок и по краям реснитчатые; листовые пластинки густо волосистые по обеим сторонам
 *E. ciliaris* var. *lasiophyllus* (Kitagawa) S.L. Chen
- 4b.** КЧ продолговато-ланцетовидные шероховатые или беловолосистые вдоль жилок и по краям, наверху острые или заостренные; ЛП густо опушенные по обеим сторонам и по краям, или опушенные по обеим сторонам и беловолосистые вдоль жилок и по краям.
- 5a.** КЧ вдоль жилок и по краям шероховатые; НЦЧ по спинкам шероховатые или мелко жестковолосистые, по краям коротко-реснитчатые, первые НЦЧ 9–12 мм дл.; стебли 4–5 мм в диам.; ЛП густо опушенные по обеим сторонам и по краям.
 *E. ciliaris* var. *amurensis* (Drob.) S.L. Chen
- 5b.** КЧ вдоль жилок и по краям бело-волосистые; НЦЧ точечно-шероховатые и густо щетинистые по всей поверхности, первые НЦЧ 7–9.5 мм дл.; стебли 1–2 мм в диам.; ЛП опушенные по обеим сторонам, вдоль жилок и по краям бело-волосистые
 *E. ciliaris* var. *hirtiflorus* (C.P. Wang et H.L. Yang) S.L. Chen

Такая трактовка полиморфных видов с использованием внутривидовых таксонов нам представляется более правильной. Вместе с тем, изначально следуя диагнозам В.П. Дробова (1914), китайские авторы придерживались принципа, по которому диагностические признаки для выделения большинства разновидностей *E. ciliaris* касались характера опушения ЛП и формы КЧ. При этом все 6 разновидностей обладают более или менее выраженными ресничками по краям НЦЧ. В частности, *E. ciliaris* var. *amurensis* отличается от var. *ciliaris* только волосистыми с обеих сторон ЛП. Кроме того, в диагнозах разновидностей не

учитываются особенности генетической рекомбинации диагностических признаков, поскольку разнокачественные признаки приводятся в виде сцепленных совокупностей.

На территории России *E. ciliaris* и *E. amurensis* отмечены в Хабаровском и Приморском краях, но чаще встречаются на юге Приморья (рис. 51, 52).



Рис. 41. А — *Elymus amurensis*
Б — *E. ciliaris*



Рис. 52. Карта мест сбора образцов *E. ciliaris* и *E. amurensis*, изученных в условиях культуры (табл. 3).

Рис. 51. Карта ареалов видов *Elymus amurensis* и *E. ciliaris* согласно Н.С. Пробатовой (1985).

Произрастание этих видов связано с влажными местообитаниями вблизи рек и морского побережья или вдоль дорог и троп по склонам дальневосточных сопок (табл. 31).

Таблица 31

Местонахождения изученных популяций и отдельных образцов *E. ciliaris*, *E. amurensis* и отклоняющихся морфологических форм из Приморского края

Код образца	Местонахождение (авторы сборов)
1	2
ZAR-0708 ZAR-0708-2	Хасанский р-н, окр. пос. Зарубино, высокотравный луг рядом с автостанцией, alt. 8 м; N 42°38.375' E 31°04.523' (А. Агафонов, Д. Герус)
AND-0707-1 AND-0707-3*	Хасанский р-н, окр. пос. Андреевка, обочина грунтовой дороги, alt. 3 м; N 42°38.010' E 131°8.272' (А. Агафонов, Д. Герус)

1	2
MES-8613 [#] , 8614 [#] , 8620 [#] , 8622 [#] , 8639, 8640 [#] , 8641, 8642 [#]	Хасанский р-н, окр. МЭС ТИБОХ ДВО РАН (А. Агафонов, О. Агафонова)
MES-0701 [#] MES-0702 ^{#*}	Хасанский р-н, окр. МЭС ТИБОХ ДВО РАН, кустарник на сев. склоне сопки; alt. 33 м; N 42°37.395' E 131°7.964' (А. Агафонов, Д. Герус)
MES-0703	Хасанский р-н, окр. МЭС ТИБОХ ДВО РАН, урбанизированная территория, alt. 33 м; N 42°37.326' E 131°08.257' (А. Агафонов, Д. Герус)
MES-0704 [#]	Хасанский р-н, окр. МЭС ТИБОХ ДВО РАН, обочина грунтовой дороги к бухте Троица; alt. 40 м; N 42°37.394' - E 131°08.001' (А. Агафонов, Д. Герус)
MES-0705 [#] MES-0735	Хасанский р-н, окр. МЭС ТИБОХ ДВО РАН, кустарник у побережья бухты Идол, alt. 9 м; N 42° 37.366' E 131° 7.810' (А. Агафонов, Д. Герус)
MES-0706	Хасанский р-н, , окр. МЭС ТИБОХ ДВО РАН, дубовая роща; alt. 86 м; N 42°37.104' E 131°8.374' (А. Агафонов, Д. Герус)
MES-0722 [#] , 0733 MES-0734	Хасанский р-н, окр. пос. Андреевка, дорога к бухте Троица, граница разнотравного луга у подножья сопки от alt. 33 м; N 42°37.395' E 131°7.964' до alt. 23 м; N 42°37.434' E 131°07.923' (А. Агафонов, Д. Герус)
MES-1101 [#] MES-1105	Хасанский р-н, окр. МЭС ТИБОХ ДВО РАН, развилка от бухты Идол до корпуса МЭС, обочина дороги alt. 42 м; N 42° 37.400' E 131° 7.996' (Е. Кобозева, А. Агафонов)
MES-1106	Хасанский р-н, окр. МЭС ТИБОХ ДВО РАН, спуск к бухте Идол, обочина крутой тропы alt. 14 м; N 42° 37.383' E 131° 7.822' (Е. Кобозева, А. Агафонов)
MES-1107 ^{#*}	Хасанский р-н, окр. МЭС ТИБОХ ДВО РАН, от бер. бухты до служебных домиков МЭС (трансекта), луг на границе лесного фрагмента alt. 21 м; N 42° 37.478' E 131° 07.889' (Е. Кобозева, А. Агафонов)
MES-1111 ^{#МОФ}	Хасанский р-н, окр. МЭС ТИБОХ ДВО РАН, открытый участок у дороги, объездная дорога к развилке между бухтами Песчаная и Гротовая (популяция) alt. 93 м; N 42° 37.045' E 131° 8.650' (Е. Кобозева, А. Агафонов)
MES-1112	Хасанский р-н, окр. МЭС ТИБОХ ДВО РАН, открытый участок у тропы, спуск к бухте "Песчаной" (популяция) alt. 6 м; N 42° 36.795' E 131° 8.488' (Е. Кобозева, А. Агафонов)
MES-1113 ^{#МОФ}	Хасанский р-н, окр. МЭС ТИБОХ ДВО РАН, перевал до развилки между бухтами Песчаная и Гротовая alt. 86 м; N 42°37.034' E 131°08.407' (А. Агафонов, Е. Кобозева)
MES-1118-1 [*] MES-1118-2	Хасанский р-н, окр. МЭС ТИБОХ ДВО РАН, обочина дороги вниз с гребня alt. 93 м; N 42° 37.061' E 131° 8.645' (Е. Кобозева, А. Агафонов)

1	2
MES-1129-1 ^{#*МОФ} MES-1129-2 ^{#МОФ}	Хасанский р-н, окр. МЭС ТИБОХ ДВО РАН, дорога ниже домика у гребня, alt. 75 м; N 42° 37.141' E 131° 8.582' (А. Агафонов, Е. Кобозева)
SLA-0705, 0709-1, 0709-2* 1161 [#] , 1162	Хасанский р-н, окр. г. Славянка, зона отчуждения ж/д вблизи берега бухты «Славянской» (трансекта) alt. 3 м N 42°52.052' E 131°23.002' (Е. Кобозева, А. Агафонов, Д. Герус)
RUS-0704, 0713 RUS-0731	о. Русский, окр. пос. Парис; кустарник у побережья бухты, alt. 5 м; N 43°1.041' E 131°52.892' (А. Агафонов, Д. Герус)
VBG-0710 [*] , 0726 0844 [*] , 1106 [*]	г. Владивосток, Ботанический сад ДВО РАН, смешанный лес на вершине сопки, трансекта между alt. 159 м; N 43°13.18' E 131°59.36' и alt. 169 м; N 43°13.137' E 132°59.359' (А. Агафонов, Д. Герус, Е. Кобозева, М. Агафонова)
VOK-0711, 0725 0734, 0735, 0736, 0737	окр. г. Владивосток, кустарник в зоне отчуждения между ж/д ст. Санаторная и Океанская; от alt. 8 м; N 43° 13.892' E 131° 58.975' до alt. 5 м; N 43° 14.010' E 132° 0.190' (Д. Герус, А. Агафонов)
VLA-0845 VLA-0947	окр. г. Владивосток, фрагмент смешанного леса у ж/д ст. «Чайка»; alt. 24 м; N 43°11.666' E 131°55.190' (А. Агафонов, М. Агафонова, Н. Звягина)
SAD-1030	окр. г. Владивосток, пос. Садгород, каменистый мыс зал. Амурский, alt. 1 м; N 43°16.10' E 132°0.92' (А. Агафонов)
ANI-8616	Партизанский р-н, окр. пос. Анисимовка, обочина дороги, alt. 1 м; N 43° 10.339' E 132° 46.101' (А. Агафонов, О. Агафонова)
BKA-0901, 0902	окр. г. Большой Камень, подножье каменистых осыпей, alt. 36 м; N 43°7.686' E 132°24.660' (А. Агафонов)
BKA-0921, 0931 0938, 0939	окр. г. Большой Камень, граница смешанного леса, alt. 44 м; N 43°7.485' E 132°25.169' (А. Агафонов)
GTS-1153 [*]	окр. г. Уссурийск, Горно-таежная станция ДВО РАН, заросли ивы на берегу водохранилища alt. 122 м; N 43° 41.617' E 132° 9.521' (Е. Кобозева, А. Агафонов)
PNA-0906 ^{#*} PNA- 0907 [*]	окр. г. Находка, смешанный лес по склонам сопки, alt. 48 м; N 42°50.485' E 132°54.613' (А. Агафонов, Н. Звягина)
PNA-0301	Ханкайский р-н, окр. г. Камень-Рыболов, скалистый берег оз. Ханка, alt. 7 м; N 44°45.989' E 132°3.278' (М. Илюшко)
H 3200 [#]	Китай, пров. Сичуань (Sichuan), коллекция Шведского Аграрного университета, г. Алнарп (Alnarп)
COR-8992	Получен из КНДР по делектусному обмену, морфологически подтвержден

- образцы, соответствующие *E. amurensis* согласно диагнозам Н.С. Пробатовой (1985);

* - образцы, соответствующие *E. amurensis* согласно диагнозам Н.Н. Цвелева и Н.С. Пробатовой (2010);

^{МОФ} – морфологически отклоняющаяся форма, характеризующаяся удлинённой ВЦЧ;

Неотмеченные образцы соответствуют *E. ciliaris* (Пробатова, 1985; Цвелев, Пробатова, 2010).

4.2.2. Анализ изменчивости морфологических признаков

В основу диагноза Н.Н. Цвелева и Н.С. Пробатовой (2010) положен признак опушения листа и длина пыльников. По нашим данным оба этих ключевых признака вариабельны и их выраженность обусловлена не только генетически, но также зависит от условий произрастания и стадии онтогенеза. Длина пыльников не может рассматриваться как диагностический признак, поскольку она напрямую зависит от мощности растений и изменяется в зависимости от условий и стадии развития.

При изучении характера опушения ЛП и листовых влагалищ у розеточных и генеративных побегов, выявлено, что влагалище и ЛП одного листа не всегда одновременно опушены, и розеточные листья у всех изученных нами образцов, обладают густым опушением (рис. 53), значительно отличающимся от опушения на генеративных побегах.

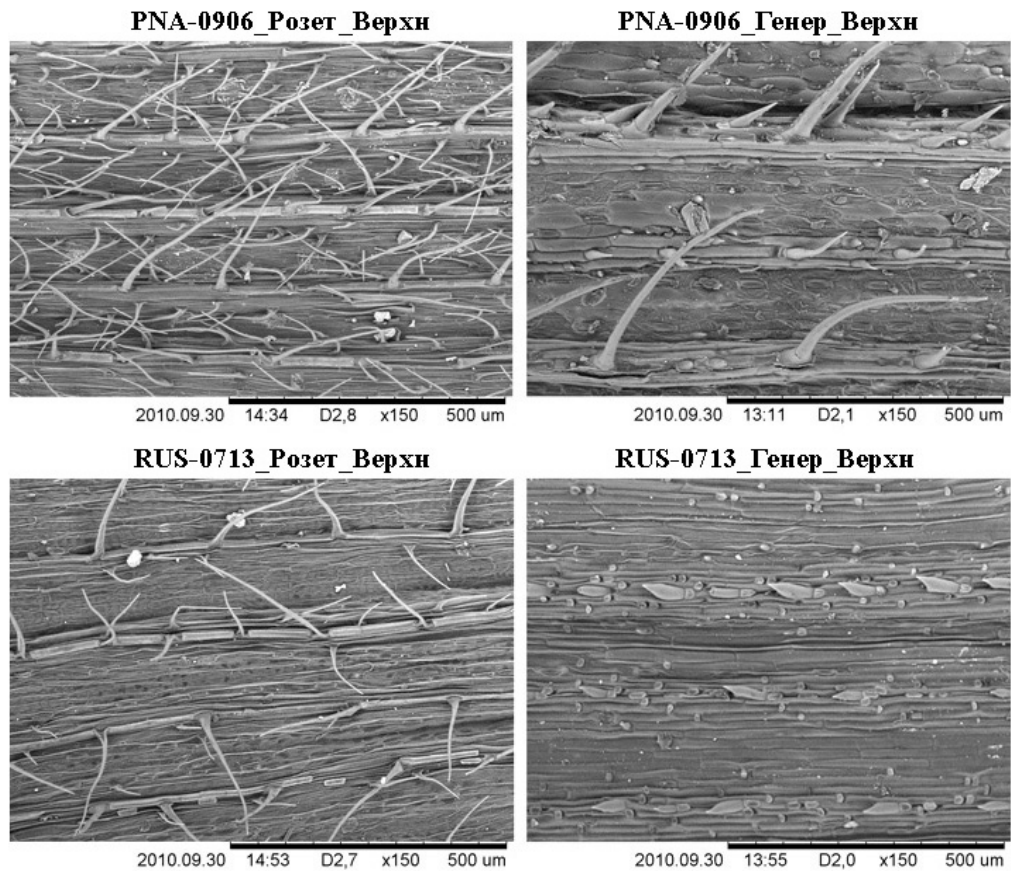


Рис. 53. Изображения верхних поверхностей ЛП на розеточных и генеративных побегах у образцов *E. amurense* (PNA-0906) и *E. ciliaris* (RUS-0713).

На примере разных образцов выращенных растений комплекса *E. ciliaris* – *E. amurensis* выявлено, что особи могут значительно различаться по характеру опушения ЛП (рис. 54, 55). В разных популяциях встречались особи как с длинноволосистыми (SLA-0709, AND-0707, PNA-0906-2, VBG-0844), так и с коротковолосистыми ЛП (PNA-0906-1, MES-0702).

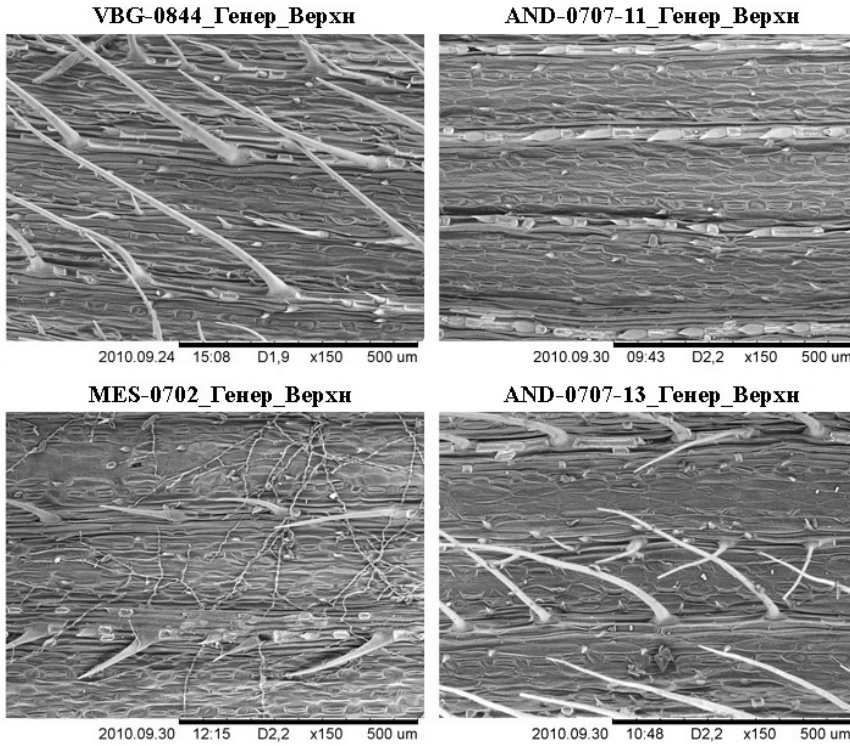


Рис. 54. Изображение верхней поверхности ЛП на генеративных побегах растений у образцов *E. ciliaris* (AND-0707-11, AND-0707-13, VBG-0844) и *E. amurensis* (MES-0702).

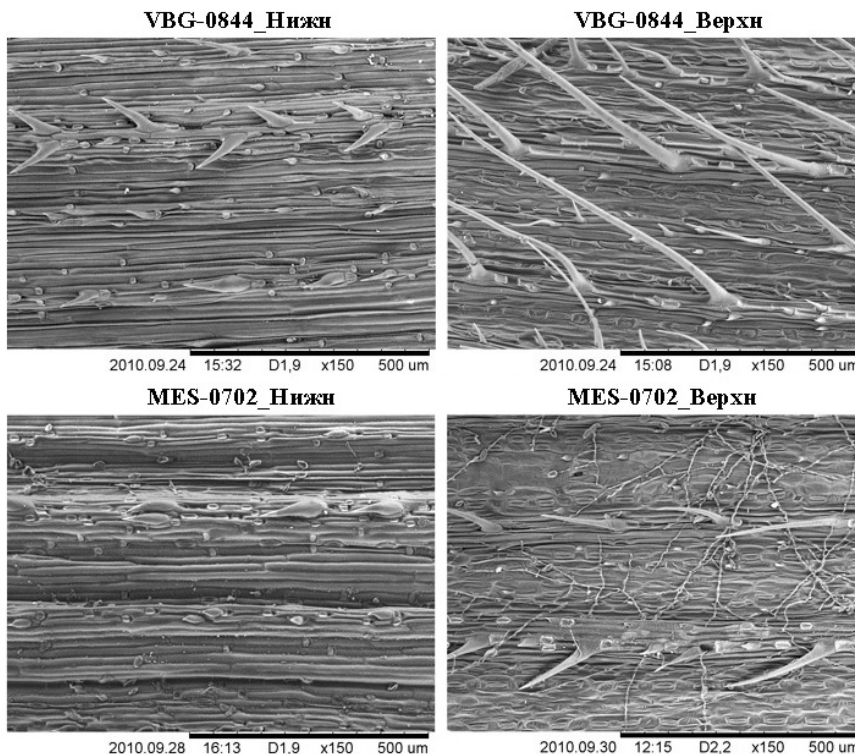


Рис. 55. Сравнительное изображение нижних и верхних поверхностей ЛП на генеративных побегах у образцов *E. amurensis* (MES-0702) и *E. ciliaris* (VBG-0844).

Особи между популяциями могут значительно различаться как по наличию, так и по длине опушения ЛП, те же изменения мы наблюдали и в пределах одной микропопуляции (AND-0707) (рис. 56).

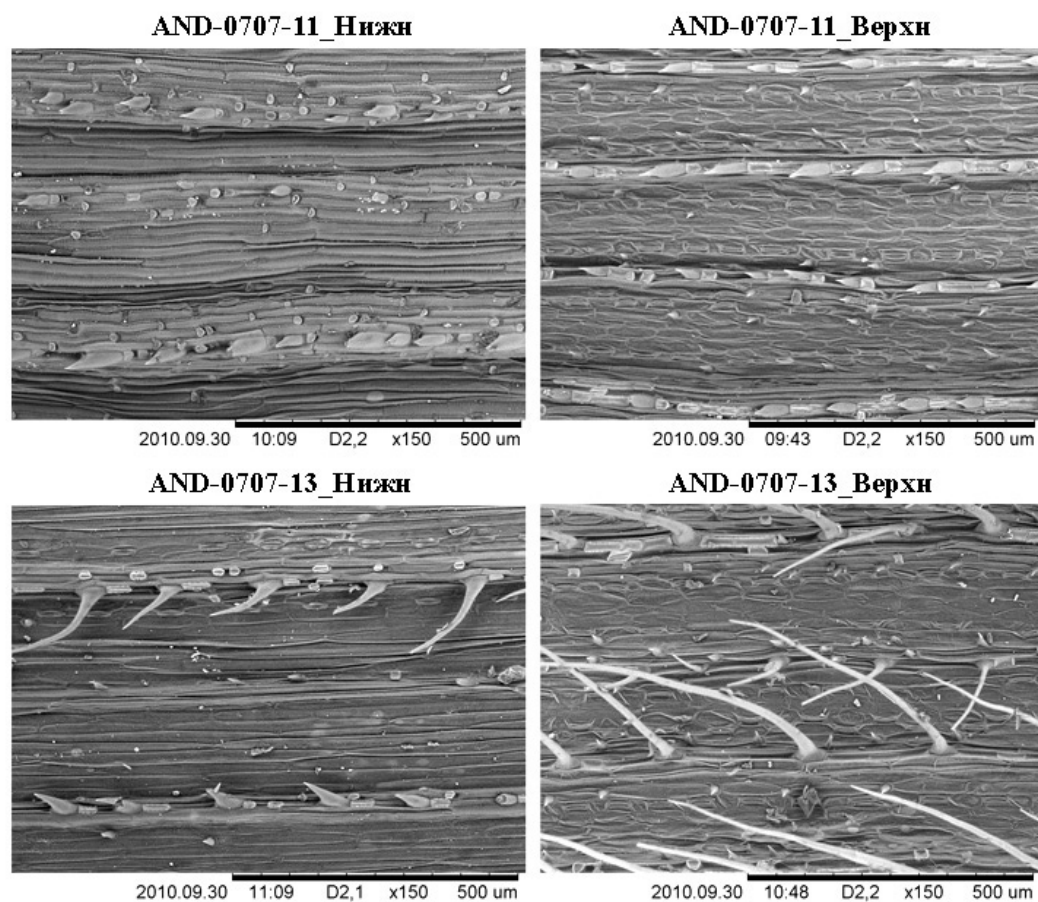


Рис. 56. Сравнительное изображение нижних и верхних поверхностей ЛП на генеративных побегах у образцов *E. ciliaris* внутри одной популяции AND-0707.

Нами проведен морфологический анализ признаков колоса, которые максимально контролируются генотипом, в меньшей степени зависят от условий среды и формируются на определенной стадии онтогенеза. Общий вид колосьев показан на рис. 57.

При сравнении гербарного материала *E. amurensis* из БИН РАН (рис. 58) и БПИ ДВО РАН (рис. 59) с типовыми образцами *E. amurensis* и *E. ciliaris*, мы наблюдали совершенно разный характер выраженности и распределения трихом на НЦЧ. Кроме того, нами была собрана и изучена в эксперименте крайняя форма MES-0702, не имеющая ресничек и с абсолютно голой, гладкой НЦЧ (рис. 59).



MES-0703

MES-0705

SLA-0709

VLA-0947

Рис. 57. Колосья некоторых образцов *E. ciliaris* и *E. amurensis*.

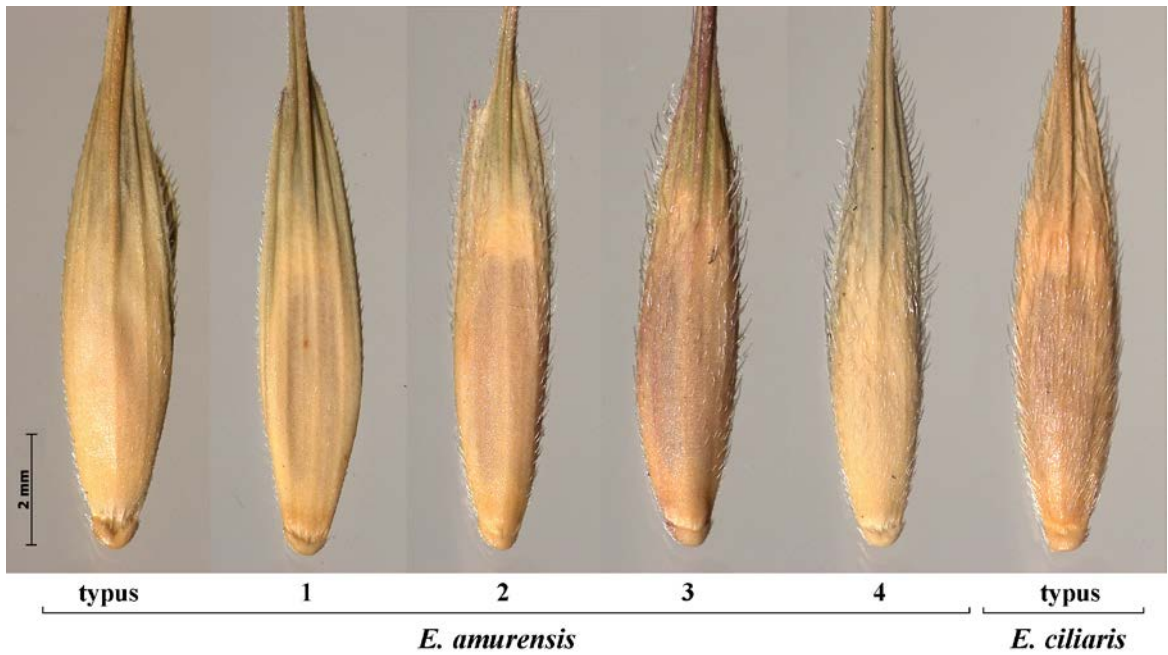


Рис. 58. Типы трихом и их распределение на НЦЧ у образцов *E. amurensis* и *E. ciliaris* из БИН РАН: *E. amurensis* (typus) д. Союзная; **1.** с. Михайловка, 1 VII 1925, № 159. **2.** окр. Хабаровска 9 VII 1927, Яковлев; **3.** д. Прокопьевка, 18 VII 1952 Черепанов; **4.** Никольск-Уссурийск, 18 VII 1931, №1189; **4.** *E. ciliaris* (typus) Сев. Китай (А. Бунге).



Рис. 59. Типы трихом и их распределение на НЦЧ у образца *E. amurensis* MES-0702 (**1**) в сравнении с образцами из гербария БПИ ДВО РАН, идентифицированными как *E. amurensis*: **2.** № 10290 (Хабаровский кр., Евр. АО, устье р. Белая выше с. Союзное, topotypus); **3.** № 50903 (Гроденовский р-н, с. Бойкое); **4.** № 50902 (Судзухинский гос. заповедник, Ю. Сихоте-Алинь, устье кл. Сюсюга); **5.** № 50905 (Ханкайский р-н, с. Платоновка); **6.** № 50900 (Никольск-Уссурийский уезд, у д. Синельниковой).

В целом, была обнаружена непрерывная изменчивость в комплексе *E. ciliaris* – *E. amurensis* по типу, расположению и плотности трихом у тех образцов, где они имеют неравномерное расположение на НЦЧ (рис. 60).

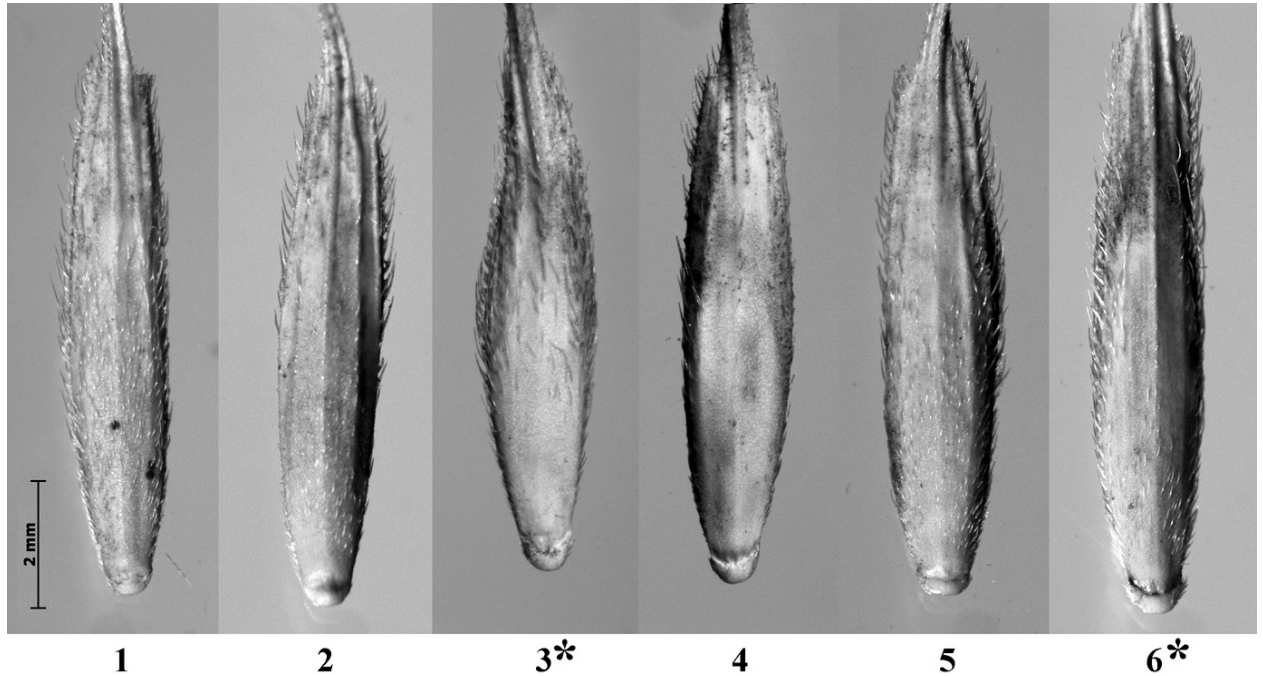


Рис. 60. Типы трихом и их распределение на НЦЧ у образцов комплекса *E. ciliaris* – *E. amurensis* из различных популяций Приморского края (см. табл. 31)

1. ZAR-0708; **2.** MES-0703; **3.** AND-0707; **4.** SLA-0705; **5.** RUS-0704; **6.** VBG-0844.

Звездочками отмечены образцы с волосистыми сверху ЛП.

Значительный размах изменчивости данных признаков был отмечен на территории морской экспериментальной станции ТИБОХ ДВО РАН (рис. 61).

Вариационный ряд в разных популяциях южного Приморья представлен крайними и промежуточными формами по опушению НЦЧ: от голых и гладких безреснитчатых до длинно-густоопушенных с густыми и длинными ресничками (Кобозева, 2010; Кобозева и др., 2011). Данные формы опушения и НЦЧ и ВЦЧ показаны на рис. 62, где реснички НЦЧ наиболее хорошо просматривается со стороны ВЦЧ.

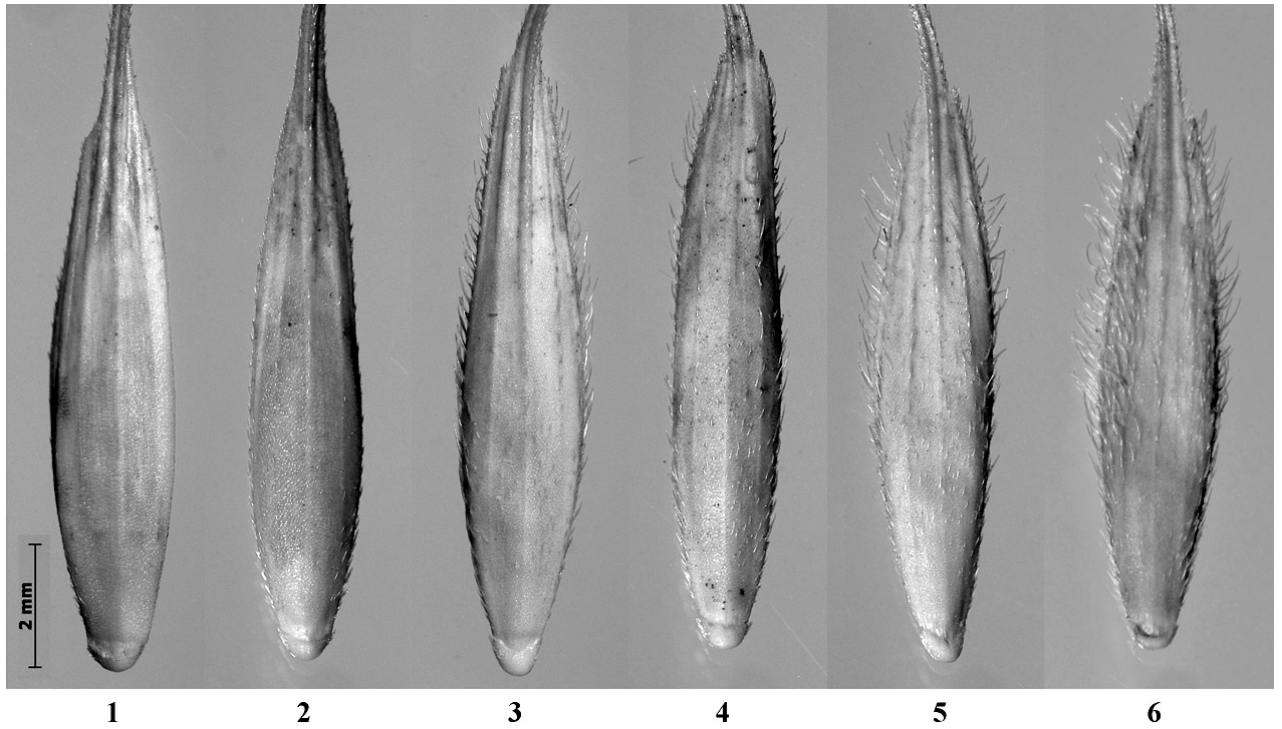


Рис. 61. Типы трихом и их распределение на НЦЧ у образцов комплекса *E. ciliaris* – *E. amurensis* из популяции на территории морской экспериментальной станции ТИБОУ ДВО РАН: Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Андреевка.

1. MES-8620; 2. MES-8622; 3. MES-8614; 4. MES-8639; 5. MES-8641; 6. MES-8640.

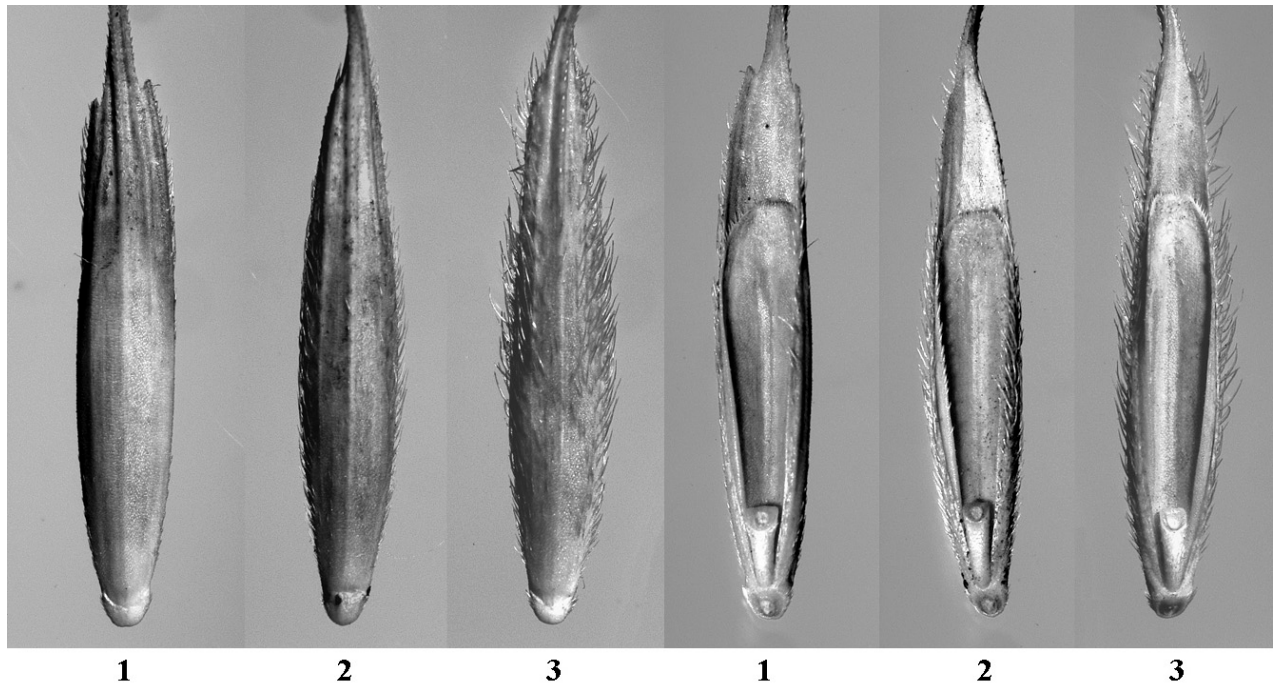


Рис. 62. Типы трихом и их распределение на НЦЧ (крайние формы вариационного ряда, слева) у образцов комплекса *E. ciliaris* – *E. amurensis* (PNA-0906) из популяций окр. г. Находка и г. Большой Камень:

1. PNA-0906; 2. PNA-0907; 3. ВКА-0939. В правой части ВЦЧ этих же образцов.

Кроме различий по опушению ЛП и НЦЧ гербарные образцы видов *E. ciliaris* и *E. amurensis*, различаются также по физиологическому состоянию, связанному с фенологическими фазами развития и условиями среды, поэтому их трудно сравнивать между собой. Также нельзя не учитывать гетерогенность популяций и индивидуальную изменчивость растений. На мощностъ растений существенно влияют экологические (биотические, абиотические) и антропогенные факторы, от которых зависят количественные признаки. В результате, в зависимости от условий произрастания изменяются многие морфометрические параметры растений (Кобозева, 2010; Кобозева и др., 2011). Тем не менее, можно отметить некоторые относительно стабильные показатели, такие как наличие сизого налета на растениях (ZAR-0708), форма КЧ и соотношение между длинами КЧ и НЦЧ ($k = l_{\text{КЧ}} / l_{\text{НЦЧ}}$) (рис. 63).



Рис. 63. Фрагменты колосьев с растений некоторых образцов комплекса *E. ciliaris* – *E. amurensis* из близко расположенных популяций Хасанского р-на Приморского края. 1. SLA-0705; 2. ZAR-0708; 3. MES-0722; 4. MES-0703.

У растений комплекса форма КЧ варьирует от эллиптически-ланцетной (рис. 63, 1, 2) до заостренно-ланцетной (рис. 63, 3, 4). Соотношение длин КЧ и НЦЧ (k) в норме составляет 0.6–0.7 и 0.7–0.8 ($k = 0.68–0.78$), но имеются и крайние формы

с коэффициентом $k = 0.5-0.6$ (SLA-0705) и $k = 0.8-0.9$ (PNA-0906 и ВКА-0921). Кроме того, нами описаны растения, отклоняющиеся по морфологии не только от первоначальных диагнозов В.П. Дробова (1914), но и от диагнозов Н.С. Пробатовой, Н.Н. Цвелева (2010), т. е. имеющие рекомбинантное сочетание признаков (табл. 32).

При рассмотрении изменчивости каждого признака комплекса *E. ciliaris* s.l. в отдельности, можно обнаружить достаточно широкий вариационный ряд. Влагалище листа может быть зеленым, либо с сизым налетом; голым, опушенным волосками, шероховатым в основании и реснитчатым по краю. ЛП: зеленые, сизовато-зеленые, сизые; поверхность ЛП: голая и гладкая, слегка шероховатая, шероховатая, щетинистая, мягко-длинно-густоволосистая. Опушение поверхности ЛП зависит от типа побегов. Листья розеточных побегов в отличие от листьев генеративных побегов всегда имеют мягкие густые волоски с обеих сторон. По нашим наблюдениям, признаки листа (влагалища и ЛП) генеративного побега нельзя считать сцепленными между собой, и указывать как признак листа в целом. Следует различать два отличающихся признака: опушение влагалища листа и опушение ЛП. Поскольку не всегда опушенной ЛП соответствует опушенное влагалище и наоборот. Число цветков в колоске варьирует от 5–7 до 13–15 и зависит от мощности растения и длины колоса, но необходимо отметить, что зерновки колоса на стадии, близкой к созреванию, имеют слабое прикрепление и легко осыпаются, что существенно затрудняет подсчет количества зерновок в гербарии, где не всегда на листьях представлены цветущие растения. КЧ по форме могут быть: линейно-ланцетные, заостренные; эллиптически-ланцетные; широко-ланцетные, заостренные; эллиптические. По опушению КЧ — голые, волосистые по жилкам, шиповатые по жилкам, реснитчатые. НЦЧ по форме: ладьевидно-удлиненные, сдавленные; ланцетные. По опушению: НЦЧ голые, гладкие; шиповатые по киям; коротко-шиповатые, шероховатые; щетинистые; волосистые; волосистые по бокам; с ресничками или без них.

Диагностические признаки особой комплекса *E. ciliaris* s. l.

Признак	Описание видов <i>Elytus</i> согласно В.П. Дробову (1914)		Описание образцов с рекомбинантным сочетанием признаков		
	<i>E. ciliaris</i>	<i>E. amurensis</i>	MES-0704	SLA-0709-11	AND-0707-13
Влагалища	голые	волосистые	волосистые	голые	голые
Листовые пластинки	голые, в верхней части слегка шероховатые	волосистые с обеих сторон	голые с обеих сторон	мягко-длинно-густоволосистые на верхней стороне	мягко-длинно-густоволосистые на верхней стороне
Число цветков в колоске	7-9	5-7	9-11	9-11	9-11
Колосковые чешуи	эллиптически-ланцетные, по краю реснитчатые, голые, лишь по нервам шиповатые	ланцетные, наверху заостренные, сверху коротко-реснитчатые и по нервам шероховатые, в остальной части голые	линейно-ланцетные, заостренные, сверху по жилкам волосистые	линейно-ланцетные, заостренные, сверху по жилкам щетинистые	эллиптически-ланцетные, по боковым жилкам волосистые
Нижние цветковые чешуи	по краю густо и длиннореснитчатые (до 1 мм), по спинке жестко-волосистые	по краям реснитчатые, в нижней части на спинке между нервами редко и коротковолосистые	редко-щетинистые по килям, реснитчатые	голые, реснитчатые	волосистые по краям, реснитчатые

Растения, наблюдаемые в интродукции, выращивались из одного колоса в 2 – 3-х экземплярах. При этом морфологически некоторые растения, выращенные из одного колоса, имели существенные различия в диагностических признаках. За 3 года интродукции, данное явление встречалось у 4 образцов (AND-0707, SLA-0709, MES-1118, MES-1129) и проявлялось в опушении ЛП, тогда как существенной изменчивости в опушении НЦЧ обнаружено не было. Следовательно, при таком широком размахе изменчивости практически невозможно определить какие-либо фенотипические классы для выделения видов или даже разновидностей.

Некоторые растения из популяции МЭС ТИБОХ ДВО РАН (MES) мы относим к МОФ, из-за отличий от типичных образцов *E. ciliaris* и *E. amurensis*: удлиненная ВЦЧ, почти равная НЦЧ, отсутствие ресничек на НЦЧ, более крупные части колоса (КЧ и цветки), растения высотой до 150 см, при этом признак величины ВЦЧ в интродукции оставался прежним. Для фиксации размеров ВЦЧ у МОФ мы использовали соотношение длин ВЦЧ и НЦЧ ($k = l_{\text{ВЦЧ}} / l_{\text{НЦЧ}}$), показатель, который наименее подвержен влиянию условий среды, чем абсолютные величины. Этот показатель у МОФ в среднем составлял значение 0.8–0.85, тогда как у типичных форм *E. ciliaris* $k = 0.68–0.78$ (рис. 63).

Однако, по форме зерновки и цветковых чешуй, образцы МОФ обладают некоторым морфологическим сходством с промежуточной, гибридной формой между *E. ciliaris* и *E. pendulinus* (подробнее этот признак рассмотрен в главе 4.3.).

Кроме того, образец № 30 популяции MES-1111, состоящей из 30 растений, морфологически отклонялся от остальных образцов популяции небольшим плотным сизым колосом и шиповатыми КЧ, щетинистыми по жилкам и коротко-реснитчатыми НЦЧ.

4.2.3. Анализ изменчивости биохимических признаков

Для более точной оценки взаимоотношений видов *E. ciliaris* и *E. amurensis* нами был проведен анализ SDS-электрофоретических спектров запасных белков семян с индивидуальных растений из нескольких популяций южного Приморья. В целом, комплекс *E. ciliaris* – *E. amurensis* обладает полиморфизмом по спектрам белков эндосперма, что дает возможность проследить уровни родственности между биотипами и популяциями. Выявленный полиморфизм спектров позволяет идентифицировать отдельные биотипы, проводить анализ гетерогенности популяций и выявлять их филогенетическое родство.

Наименьшими различиями характеризовались особи внутри популяций. Так, идентичными спектрами белков обладали особи из популяций VLA, VBG, RUS, но в определенной мере различались образцы из популяции MES (рис. 64). Наибольшие отличия отмечены у особей популяции SLA, имеющих разное опушение ЛП. Вместе с тем совпадение по ряду компонентов показали особи из близко расположенных популяций. В частности, растения из популяции VBG с густо волосистыми листьями обладали общими субъединицами 27 ед. ОЭП с растениями RUS и общими компонентами 38 ед. ОЭП с растениями образцов VLA. При этом растения популяций RUS и VLA имели голые ЛП. Взятый в сравнительное изучение образец MES-0702, отнесенный нами к *E. amurensis* согласно Н.С. Пробатовой (1985), показал сходство по ряду компонентов не только с другими растениями из популяции MES, соответствующих *E. ciliaris*, но и с растением образца ZAR-0708. Учитывая многочисленные данные по изменчивости белковых спектров у видов рода *Elymus* (Агафонов, Герус, 2008), можно с большой вероятностью предположить отсутствие видовой специфичности *E. ciliaris* и *E. amurensis*.

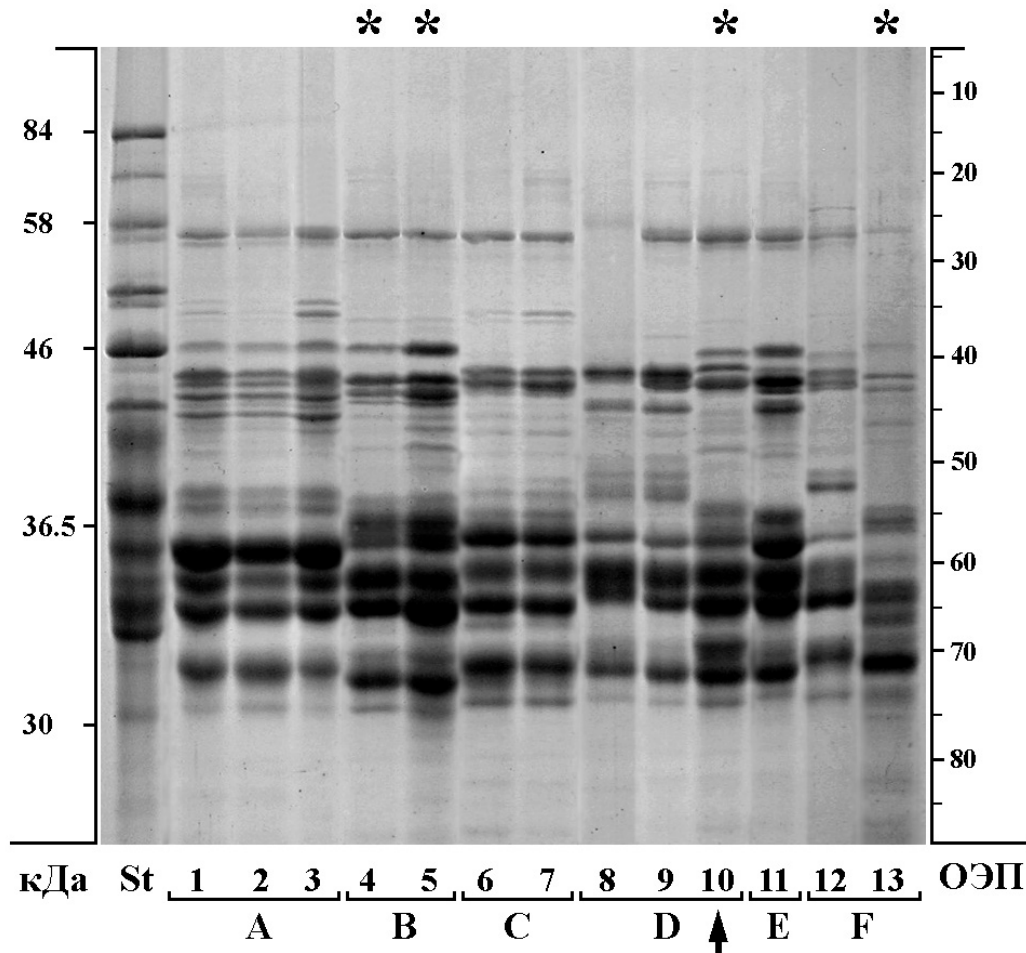


Рис. 64. SDS-электрофореграмма белков эндосперма образцов *E. amurensis* и *E. ciliaris* из общих популяций (A, B, C, D, E, F) в Приморском крае. Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте +Me; кДа – ориентировочная шкала молекулярных масс; ОЭП – шкала относительной электрофоретической подвижности; St – эталонный спектр линии *E. sibiricus* ALT-8401. Стрелкой показан образец *E. amurensis* по определению Н.С. Пробатовой (1985). Звездочками отмечены образцы *E. amurensis* в понимании Н.Н. Цвелева, Н.С. Пробатовой (2010).

1. VLA-0711; 2. VLA-0734; 3. VLA-0735; 4. VBG-0844; 5. VBG-0710; 6. RUS-0704; 7. RUS-0731; 8. MES-0703; 9. MES-0706; 10. MES-0702; 11. ZAR-0708; 12. SLA-0705; 13. SLA-0709.

Электрофоретический опыт по изучению изменчивости 22 российских образцов двух видов из разных популяций Приморского края (рис. 65, 1–22) и одного образца из Китайской провинции Сичуань (Sichuan) (рис. 65, 23) показал следующие результаты.

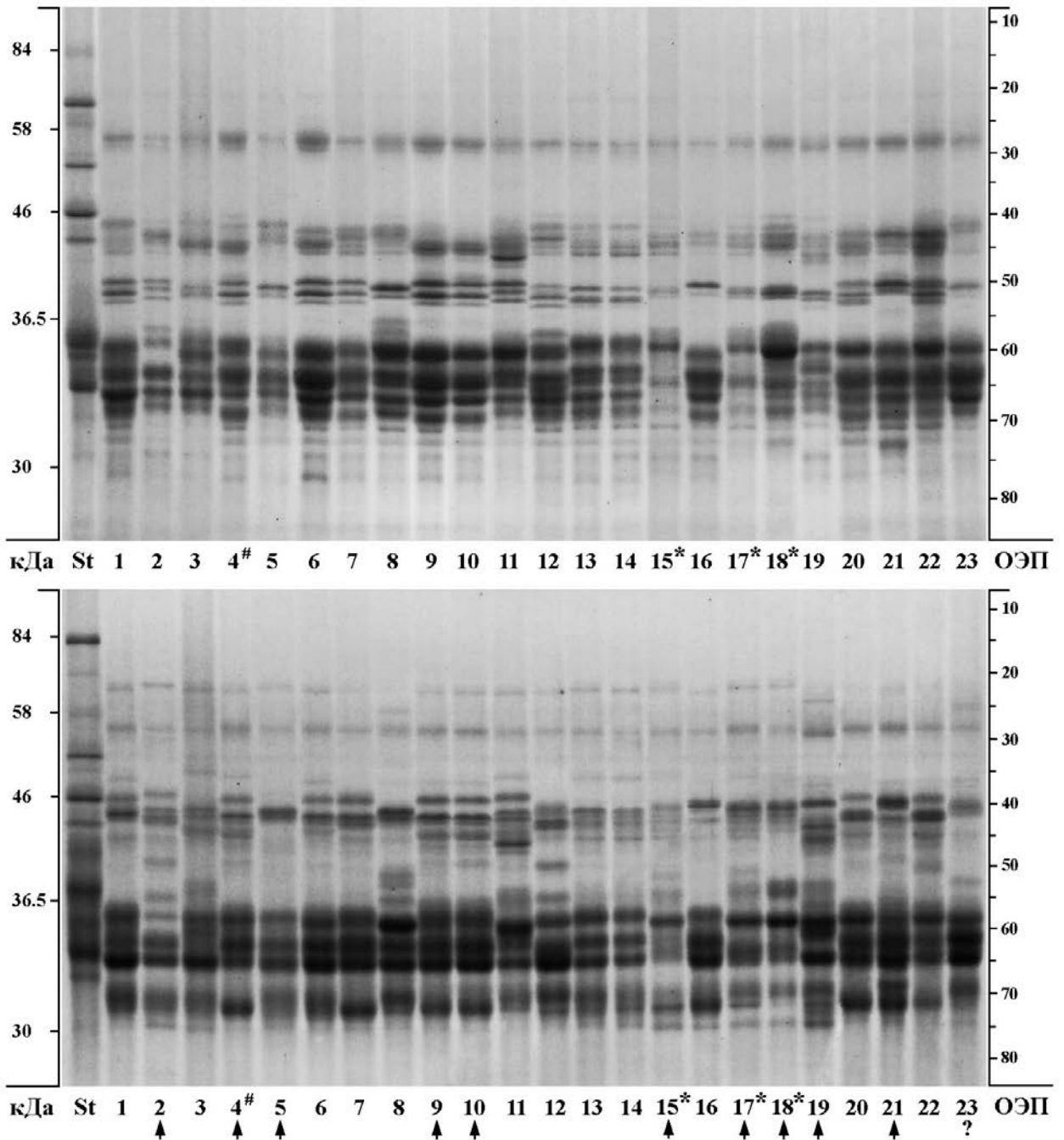


Рис. 65. SDS-электрофореграмма белков эндосперма образцов *E. ciliaris* s. l. из разных популяций Приморского края (1-22) и Китайской провинции Sichuan (23). Полипептидные спектры отдельных зерновок в вариантах –Me (вверху) и +Me (внизу). Звёздочками (*) отмечены образцы с гладкими безреснитчатыми НЦЧ, значком (#) отмечен образец с гладкими, но длиннореснитчатыми НЦЧ (4), стрелками указаны образцы с волосистыми ЛП.

1. PNA-0301; 2. GTS-1133; 3. ANI-8616; 4. PNA-0906; 5. PNA-0907; 6. ВКА-0939; 7. ВКА-0901; 8. VLA-0947; 9. VBG-0844; 10. VBG-1106; 11. VOK-0725; 12. SAD-1030; 13. RUS-0704; 14. RUS-0713; 15. SLA-1101; 16. SLA-1102; 17. MES-0702; 18. MES-1107; 19. MES-1111 (30); 20. AND-0707 (1); 21. AND-0707 (3); 22. ZAR-0708; 23. H3200.

В варианте –Me, где проявляются только мономерные белки — проламины, общее число компонентов у разных образцов составляло 14–18. В целом, компоненты спектров разделились на 4 группы белков в зонах 26–28, 40–47, 50–53 и 55–77 ед. ОЭП. Группы белков в зонах 26–28 и 55–77 ед. ОЭП показали относительно небольшую изменчивость, тогда как зоны 40–47, 50–53 ед. ОЭП характеризовались более высоким полиморфизмом. У ряда образцов из разных мест произрастания присутствовали относительно постоянные компоненты в области 27, 50, 65, 72 ед. ОЭП. Спектры образцов популяции VBG и RUS показали практически полную идентичность. Одной или двумя субъединицами отличались образцы из популяция ВКА, MES и AND. Все остальные рассмотренные нами популяции видов обладали существенным полиморфизмом по спектрам. Вариант +Me показал аналогичные результаты (рис. 65).

В целом, популяции *E. ciliaris* и *E. amurensis* из Южного Приморья обладают полиморфизмом по спектрам белков эндосперма, что дает возможность проследить уровни родственности между биотипами и популяциями. Наименьшими различиями характеризовались особи из близких мест произрастания, то есть, из популяций VLA-86, ANI-86 и MES-86, что свидетельствует о родстве особей в силу общего территориального происхождения.

Наибольшее разнообразие по числу смешанных микропопуляций, включающих как морфотипы *E. ciliaris* и *E. amurensis*, так и отдельные особи *E. pendulinus*, было отмечено нами в южной части Хасанского р-на Приморского края в окр. г. Славянка и пос. Андреевка, а также в окр. МЭС ТИБОХ ДВО РАН. Помимо типичных образцов вышеназванных видов были собраны и проанализированы МОФ, отличающиеся от *E. ciliaris* и *E. amurensis* более крупными зерновками, отсутствием трихом и ресничек на НЦЧ и более длинной ВЦЧ, в отличие от типичной укороченной. Была проведена серия электрофоретических опытов по анализу полипептидных спектров запасных белков эндосперма у образцов из этих популяций. На рис. 66 показаны спектры

образцов двух таксонов, МОФ и трех образцов *E. pendulinus* из смешанных микропопуляций в окрестностях МЭС.

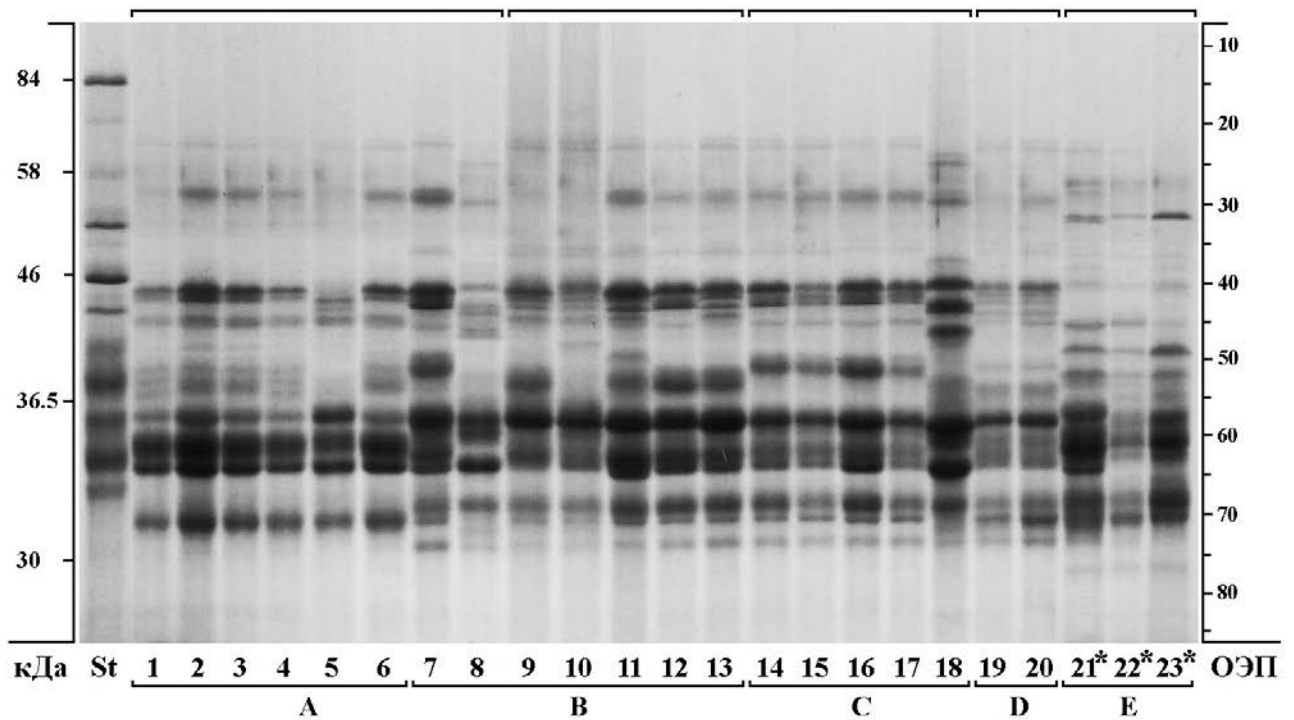


Рис. 66. SDS-электрофореграмма запасных белков эндосперма разных морфотипов *E. ciliaris* s. l. и *E. pendulinus* (отмечены звездочками) из гетерогенной популяции МЭС и близких местообитаний. Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте +Me; **A** – *E. ciliaris* s.str.; **B, D** – *E. amurensis* s.str.; **C** – МОФ с удлинёнными ВЦЧ; **E** – *E. pendulinus*.

1. MES-0704; **2.** MES-0722; **3.** MES-0735; **4.** MES-1105; **5.** MES-1106; **6.** MES-1112; **7.** MES-1113; **8.** MES-1129; **9.** MES-8620; **10.** MES-8622; **11.** MES-0702; **12.** MES-1101; **13.** MES-1107; **14.** MES-1111 (10); **15.** MES-1111 (4); **16.** MES-1111 (11); **17.** MES-1111 (26); **18.** MES-1111 (30); **19.** SLA-1101 (1); **20.** SLA-1101 (2); **21.** SLA-1103; **22.** MES-1116; **23.** MES-0721.

Согласно результатам опытов, в пределах данной территории на фоне общего полиморфизма по компонентам спектров обнаружены признаки видовой специфичности. Так, у всех образцов *E. amurensis* обнаружена группа компонентов 68–73 ед. ОЭП, отсутствующая у всех образцов *E. ciliaris*, кроме того, пара компонентов высокомолекулярных субъединиц глютелина (23 ед. ОЭП) незначительно, но отличается от гомологичной пары у *E. ciliaris*. Но, принимая во внимание существование полиморфизма по этим белковым зонам в

других районах Приморского края, этот факт может объясняться случайным фактором, поскольку все проанализированные образцы *E. ciliaris* из окрестностей МЭС, кроме одного (MES-1106), были идентичны по полипептидным спектрам. При этом взятые в анализ образцы *E. amurensis* показали относительно широкую изменчивость, но значительно меньшую, чем в пределах Южного Приморья. Наиболее специфическим проявила себя МОФ MES-1111-30, что коррелирует с отклонениями по габитусу от других особей популяции MES-1111. Как и следовало ожидать, совершенно другой тип спектров был выявлен у взятых в сравнение образцов *E. pendulinus*.

Таким образом, при детальном анализе электрофоретических спектров видовая специфичность *E. ciliaris* и *E. amurensis* не обнаружена. Тем не менее, был проведен дополнительный опыт с использованием образцов двух видов, собранных в окрестностях МЭС в экспедиционный сезон 1986 г., т.е. на 34 и 37 лет раньше, чем последующие сборы с этой территории. Результаты опыта показаны на рис. 67. При невысоком полиморфизме спектров каждого вида, обнаружено частичное перекрывание по компонентам у двух видов. Так, отчетливо проявились общие компоненты в зонах 37 и 77 ед. ОЭП у образцов *E. amurensis* из окрестностей МЭС и *E. ciliaris* из окр. г. Владивосток и пос. Анисимовка Партизанского р-на (показаны стрелками). Помимо того, у двух видов перекрывание отмечалось по крупному комплексу, состоящему из 6 компонентов в диапазоне от 50 до 76 ед. по шкале ОЭП (отмечены квадратными скобками).

Совпадение по компонентам между *E. amurensis* и северо-корейским образцом *E. ciliaris* COR-8992 было обнаружено в зоне 77 ед. ОЭП. При этом все образцы *E. ciliaris* из окрестностей МЭС были схожи по составу спектров, а *E. amurensis* обладали незначительным полиморфизмом, что полностью совпадает с данными по экспедиционным сборам 2007 и 2011 гг.

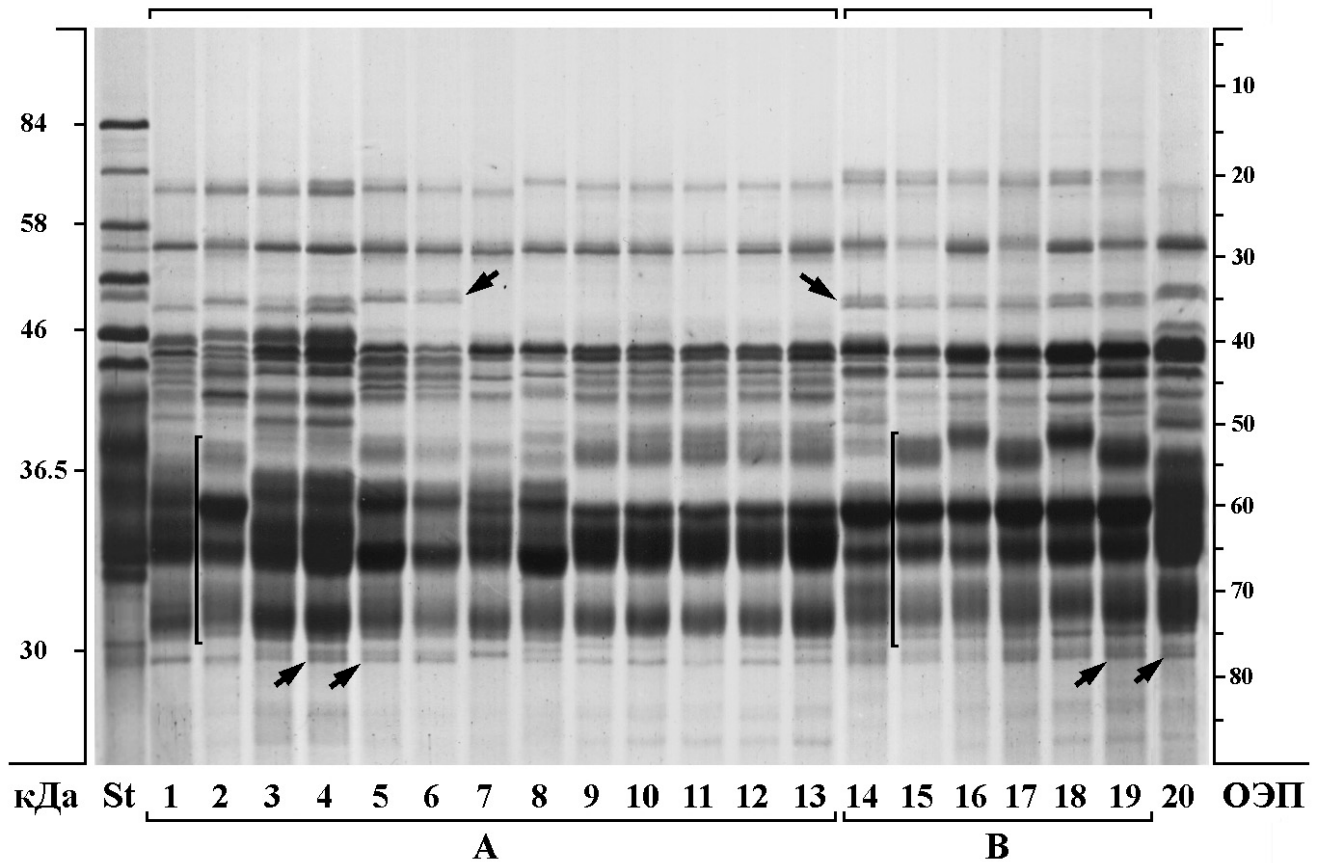


Рис. 67. SDS-электрофореграмма запасных белков эндосперма образцов *E. ciliaris* (A) и *E. amurensis* (B) из южных районов Приморского края и образца *E. ciliaris* из северной части КНДР (20). Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте +Me; 1. VBG-8635; 2. VOK-8631; 3. VLA-8630; 4. VLA-8629; 5. ANI-8646; 6. ANI-8616; 7. SLA-8665; 8. SLA-8666; 9. MES-8639; 10. MES-8641; 11. MES-8645; 12. MES-8646; 13. MES-8626; 14. MES-8622; 15. MES-8620; 16. MES-8614; 17. MES-8613; 18. MES-8640; 19. MES-8642; 20. COR-8992.

Изучение субфракционного состава гистона H1, как более эволюционно консервативного белкового маркера, показало значительное совпадение по субфракциям у *E. amurensis* и *E. ciliaris* на фоне относительно невысокого полиморфизма (рис. 68). Отличия от большинства растений по субфракциям в зонах **a** (дополнительная субфракция) и **b** (альтернативная субфракция) были обнаружены у растения образца ZAR-0708. Такая же субфракция в зоне **b** была отмечена у образца VOK-0725. Никакой корреляции между составом гистона H1 и формальной видовой принадлежностью нами не обнаружено.

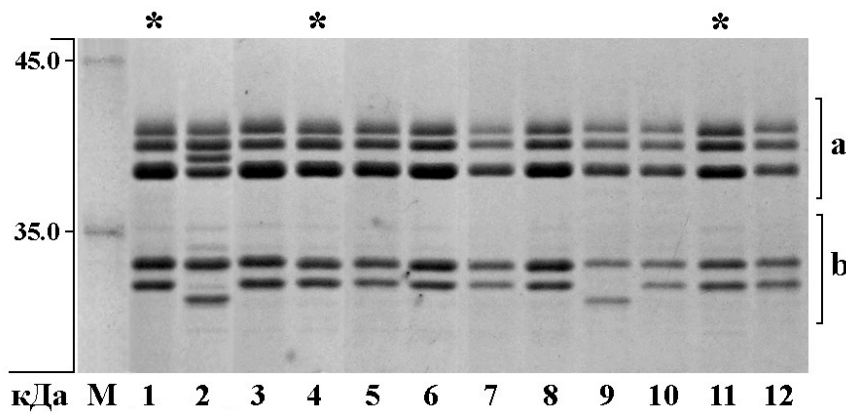


Рис. 68. SDS-электрофореграмма гистона H1 образцов *E. amurensis* и *E. ciliaris* из разных точек Приморского края. * Звездочками отмечены образцы *E. amurensis* в понимании Н.Н. Цвелева, Н.С. Пробатовой (2010).

1. MES-0702; 2. ZAR-0708; 3. SLA-0705; 4. AND-0707; 5. MES-0706; 6. MES-0733; 7. MES-0734; 8. MES-0735; 9. VOK-0725; 10. VLA-0845; 11. VBG-0710; 12. RUS-0704.

В общем итоге, результаты электрофоретического изучения полиморфизма белков эндосперма и гистона H1 образцов двух видов не показали наличие видовой специфичности *E. ciliaris* и *E. amurensis* (Кобозева, 2010; Кобозева и др., 2011, 2013).

4.2.4. Уровни репродуктивной обособленности *E. ciliaris* и *E. amurensis*

Немаловажной задачей нам представляется установление уровней репродуктивной совместимости между биотипами комплекса из разных районов Приморского края. С этой целью нами была получена серия внутривидовых гибридов *E. ciliaris* × *E. ciliaris*, формально межвидовых гибридов *E. ciliaris* × *E. amurensis*, и *E. amurensis* × *E. ciliaris* (табл. 33).

Таблица 33

Гибридизация биотипов, соответствующих видам *E. ciliaris* и *E. amurensis*

№	Схема скрещивания <i>E. ciliaris</i> s.l.	N _{F1} /N _{F2}
1	<i>E. ciliaris</i> VLA-0947 × VBG-0844 <i>E. ciliaris</i>	2/0
2	<i>E. amurensis</i> MES-0702 × RUS-0713 <i>E. ciliaris</i>	3/0
3	<i>E. amurensis</i> MES-0702 × RUS-0704 <i>E. ciliaris</i>	1/0
4	<i>E. ciliaris</i> VOK-0725 × MES-0702 <i>E. amurensis</i>	1/0
5	<i>E. amurensis</i> MES-1111-28 × AND-0707 <i>E. ciliaris</i>	1/0

N_{F1} и N_{F2} — число растений, проанализированных в F₁ и в F₂ соответственно.

Однако все растения F_1 в данных комбинациях, в том числе между биотипами со сходной морфологией, но из разных популяций (*E. ciliaris* × *E. ciliaris*), показали полную пылевою и семенную стерильность.

Фрагменты колосьев гибридных растений F_1 в разных комбинациях скрещиваний показаны на рис. 69. У всех гибридов отмечены абсолютно закрытые пыльники, что свидетельствует о заметных нарушениях в образовании пыльцы. Это может означать, что *E. ciliaris* как вид является гораздо более дифференцированным, чем большинство других видов рода *Elymus*.



Рис. 69. Фрагменты цветущих колосьев с гибридных растений F_1 в разных комбинациях скрещивания между биотипами некоторых образцов комплекса *E. ciliaris* – *E. amurensis*. Отчетливо выявляются абсолютно закрытые пыльники.

1. MES-0702 × RUS-0713; **2.** VOK-0725 × MES-0702; **3.** VLA-0947×VVG0844;
4. MES-1111-28 × AND-0707.

Согласно данным, полученным китайскими исследователями, на основании молекулярно-генетического анализа последовательностей ядерных генов PGK1 (фосфоглицерат киназа), RPB2 (РНК полимеразы II) и хлоропластного гена RPS16

высказывается предположение о полифилетическом происхождении разных географических рас *E. ciliaris* по линии St гапллома (Hu et al, 2013).

Таким образом, в отличие от ряда других видов StY-геномной группы, у *E. ciliaris* критерий скрещиваемости не работает и не позволяет проводить изучение наследования морфологических признаков. При гибридизации биотипов *E. ciliaris* и *E. amurensis* с разной морфологией были полученные неоднозначные данные. Такой же тип внутривидовой организации известен по результатам изучения гибридов у северо-американского аллотетраплоидного вида *Elymus glaucus* Buckley (Snyder, 1950; Stebbins, 1957). На примере этого автогамного вида было показано существование внутренних групп особей, получивших название “микровиды”. Предполагается, что *E. glaucus* произошел вследствие спонтанной гибридизации между самоопыляющимися и перекрестно опыляющимися предковыми биотипами нескольких видов. Дальнейший инбридинг образовавшихся гибридов создает материал для отбора самофертильных биотипов, сочетающих различные признаки родительских видов (Snyder, 1951).

К таким агрегатным видам невозможно приложить критерий репродуктивного единства, поскольку они представлены совокупностью самоопыляющихся линий, между которыми сложились репродуктивные барьеры на уровне многочисленных хромосомных перестроек. В результате нерегулярного мейоза у гибридов нарушен процесс гаметообразования, и растения становятся полностью стерильными, несмотря на близкое по времени единое происхождение. Более того, некоторые группы близкородственных растений могут представлять собой смесь, состоящую из нескольких исходных видов и многочисленных происходящих от них микровидов. В этих случаях критерии, основанные на традиционных таксономических принципах и мелких морфологических различиях между микровидами оказываются несостоятельными, так как эту совокупность крайне трудно разделить на составные элементы (Грант, 1984). Вероятно, в подсекцию *Ciliares* входят комплексы микровидов, которые по определению В. Гранта (1984), могут образовываться в результате спонтанного мутагенеза и рекомбинационного видообразования - образования дочернего

микровида, гомозиготного по хромосомным перестройкам. Такие формы плодови́ты при самоопылении, но стерильны при скрещивании с любым из родительских видов.

Именно поэтому мы предлагаем рассматривать *E. ciliaris* и *E. amurensis* в качестве одного вида *E. ciliaris* s. l. При этом *E. amurensis* целесообразно признавать в ранге разновидности *E. ciliaris* var. *amurensis* (Drob.) C. L. Chen до получения дополнительных сведений об особенностях внутривидовой дифференциации вида в целом.

Выводы по подглаве 4.2.

Выявлено, что в прегенеративной стадии розеточные листья у всех изученных растений обладали с обеих сторон опушенными ЛП. Они существенно отличались от состояния ЛП генеративных побегов. Особи могут значительно различаться по характеру опушения ЛП в пределах одной популяции. Была обнаружена непрерывная изменчивость по выраженности, расположению и плотности трихом на НЦЧ. Вариационный ряд в комплексе *E. ciliaris* представлен крайними и промежуточными формами от голых, гладких и безреснитчатых НЦЧ до длинно-волосистых с густыми и длинными ресничками.

У растений комплекса *E. ciliaris* – *E. amurensis* форма КЧ варьирует от эллиптически-ланцетной до заостренно-ланцетной. Соотношение длин КЧ и НЦЧ (k) в норме составляет 0.6–0.7 и 0.7–0.8, но нами отмечены и крайние формы с коэффициентом $k = 0.5–0.6$, и $k = 0.8–0.9$. В целом, этот признак также не видоспецифичен по причине его вариабельности, близкой к непрерывной.

По результатам изучения полиморфизма белков эндосперма не обнаружено корреляционной связи между формальной видовой принадлежностью конкретного образца и компонентным составом белковых спектров. Здесь гораздо сильнее выражен критерий дистанции между популяциями. Кроме того, популяции значительно различались по гетерогенности этого признака, как например популяции VLA и ZAR.

Таким образом, из результатов морфологического и электрофоретического анализа следует, что *E. ciliaris* и *E. amurensis* не представляют собой обособленные виды. Все ключевые признаки полиморфны и встречаются в разных комбинациях.

При гибридизации биотипов *E. ciliaris* и *E. amurensis* с разной морфологией были полученные неоднозначные данные. В отличие от ряда других видов StY-геномной группы рода *Elymus*, у *E. ciliaris* критерий скрещиваемости не работает и не позволяет проводить изучение наследования индивидуальных морфологических признаков.

Предлагаем рассматривать *E. ciliaris* и *E. amurensis* в качестве одного вида *E. ciliaris* s. l. При этом *E. amurensis* целесообразно признавать в ранге разновидности *E. ciliaris* var. *amurensis* (Drob.) C. L. Chen до получения дополнительных сведений об особенностях внутривидовой дифференциации вида в целом.

4.3. Возможность интрогрессии между видами *E. ciliaris* и *E. pendulinus* в связи с гипотезами происхождения *E. amurensis*

4.3.1. Методологические предпосылки для установления филогении

E. amurensis

Самостоятельность видов *E. pendulinus*, *E. ciliaris* и *E. gmelinii* не вызывает сомнения даже с учетом внутривидового полиморфизма каждого из трех видов. Тем не менее, из результатов нельзя заключить, что современная межвидовая интрогрессия и дальнейшее формообразование невозможны в смешанных популяциях при совместном произрастании разных StY-геномных видов рода *Elymus*.

Н.Н. Цвелев и Н.С. Пробатова (2010) дали комментарий к описанию *E. amurensis*: “Возможно, происходит от гибридизации *Elymus ciliaris* × *E. pendulinus*” (стр. 32). Однако, ранее Н.С. Пробатовой (1985) в примечании к описанию вида *E. ciliaris* было указано: “Мы относим к этому виду также немногочисленные (возможно, гибридные) экз. с волосистыми сверху пласт. л. (обычно у *E. ciliaris* пласт. л. голые), уклоняющиеся в этом отношении к *E. amurensis*. *E. amurensis* нередко присоединялся в качестве подвида к *E. ciliaris*, но мы считаем, что последний вид близок к *E. pendulinus*, в то время как *E. amurensis*, вероятно, более близок к *E. gmelinii*” (стр. 117). Таким образом, из данных предположений следует, что *E. ciliaris* близок к *E. pendulinus* и, вероятно, от гибридизации этих видов произошел *E. amurensis*, который, тем не менее, более близок к *E. gmelinii*, чем к *E. ciliaris*.

Приведенная противоречивая точка зрения на взаимоотношения названных видов рассматривается нами достаточно критически, поскольку не подтверждена какими-либо экспериментальными данными. В настоящее время точные сведения о взаимоотношениях между видами *E. ciliaris* – *E. pendulinus* и *E. amurensis* – *E. gmelinii* практически отсутствуют. Имеются лишь отдельные публикации о гибридизации выборочных локальных биотипов *E. ciliaris* и *E. pendulinus* с целью установления общей геномной конституции видов (Lu et al., 1990). В последние

годы большое количество работ по филогении рода было выполнено с применением методов молекулярной биологии, но полной ясности в понимание взаимоотношений конкретных видов внутри StY-геномной группы они не внесли (Sun, Salomon, 2009; Sun, Komatsuda, 2010; Mason-Gamer et al., 2010).

В экспедиционных сборах материала с Дальнего Востока нами были обнаружены по меньшей мере три межвидовых гибрида *E. ciliaris* × *E. pendulinus* из мест совместного произрастания родительских видов (популяция ZAR-07, окр. г. Зарубино, Хасанского р-на Приморского края; популяции VOK-07 и SAD-10 в окр. г. Владивосток). Между рассматриваемыми нами видами существуют различия в строении колосьев. У растений *E. pendulinus* колосья обычно слабо наклоненные, с расставленными колосками. Для *E. ciliaris*, как правило, характерны более прямостоячие и плотные колосья. Однако по этим признакам существует широкая вариабельность внутри обоих видов, которая особенно заметна при выращивании видовых выборок в условиях интродукции. Общие признаки этих видов — все колоски расположены по одному на уступе оси колоса с остями на НЦЧ длиной более 6 мм, коэффициент соотношения между длинами КЧ и НЦЧ ($k = l_{\text{КЧ}} / l_{\text{НЦЧ}}$) обычно равен 0.6–0.8. Колосья *E. ciliaris* и *E. pendulinus* особенно отчетливо различаются между собой на стадии созревания колоса (рис. 70). При этом, ости НЦЧ приобретают выраженную видовую специфичность: у *E. ciliaris* ости резко отогнутые или закручиваются вниз, у *E. pendulinus* ости прямые.



Рис. 70. Фрагменты колосьев двух видов и межвидового гибрида из популяции VOK-07.

Согласно классификации (Доброхотов и др., 2008), рассматриваемые нами виды также различаются по морфологии зерновок и чешуй. Для *E. pendulinus* характерна ладьевидно-удлиненная, сдавленная форма зерновки, а для *E. ciliaris* — ладьевидно-удлиненная, открытая форма.

Верхние цветковые чешуи у растений *E. pendulinus* и *E. ciliaris*, что характерно для StY-геномных видов, закругленные (Salomon, Lu, 1992). Выраженность этого признака является наиболее стабильным и надежным критерием, по которому различаются два вида. *E. pendulinus* имеет удлиненные ВЦЧ, почти полностью закрывающие внутреннюю поверхность НЦЧ, в отличие от *E. ciliaris*, зерновки которых обладают укороченной и широко закругленной ВЦЧ, закрывающей внутреннюю поверхность НЦЧ только на 3/4. Собранные гибридные экземпляры *E. pendulinus* × *E. ciliaris* имели промежуточный фенотип по строению колосьев, т. е. по форме КЧ, зерновок, ВЦЧ и остей НЦЧ (рис. 71). Однако по морфологическим признакам эти гибридные растения не соответствовали известным экземплярам, определенным ранее, как *E. amurensis*. Анализ семенной фертильности показал полную стерильность гибридных экземпляров, т. е. в собранных спелых колосьях отсутствовали выполненные зерновки.

В экспедиционный сезон 2011 года в Приморском крае нами обнаружена обширная популяция особей, не соответствующих диагнозам *E. ciliaris* или *E. amurensis*. Важной и заметной особенностью этой локальной популяции является наличие более длинных ВЦЧ (рис. 72) в отличие от типичной укороченной ВЦЧ у всех изученных нами образцов *E. ciliaris* и *E. amurensis* (рис. 73). Однако, по форме зерновки и цветковых чешуй, найденные нами образцы обладают некоторым морфологическим сходством с промежуточной, гибридной межвидовой формой (рис. 71). При этом важным является тот факт, что межвидовые гибриды были найдены нами, или получены экспериментально, абсолютно стерильными, без образования семян и только с опушенными, реснитчатыми чешуями.

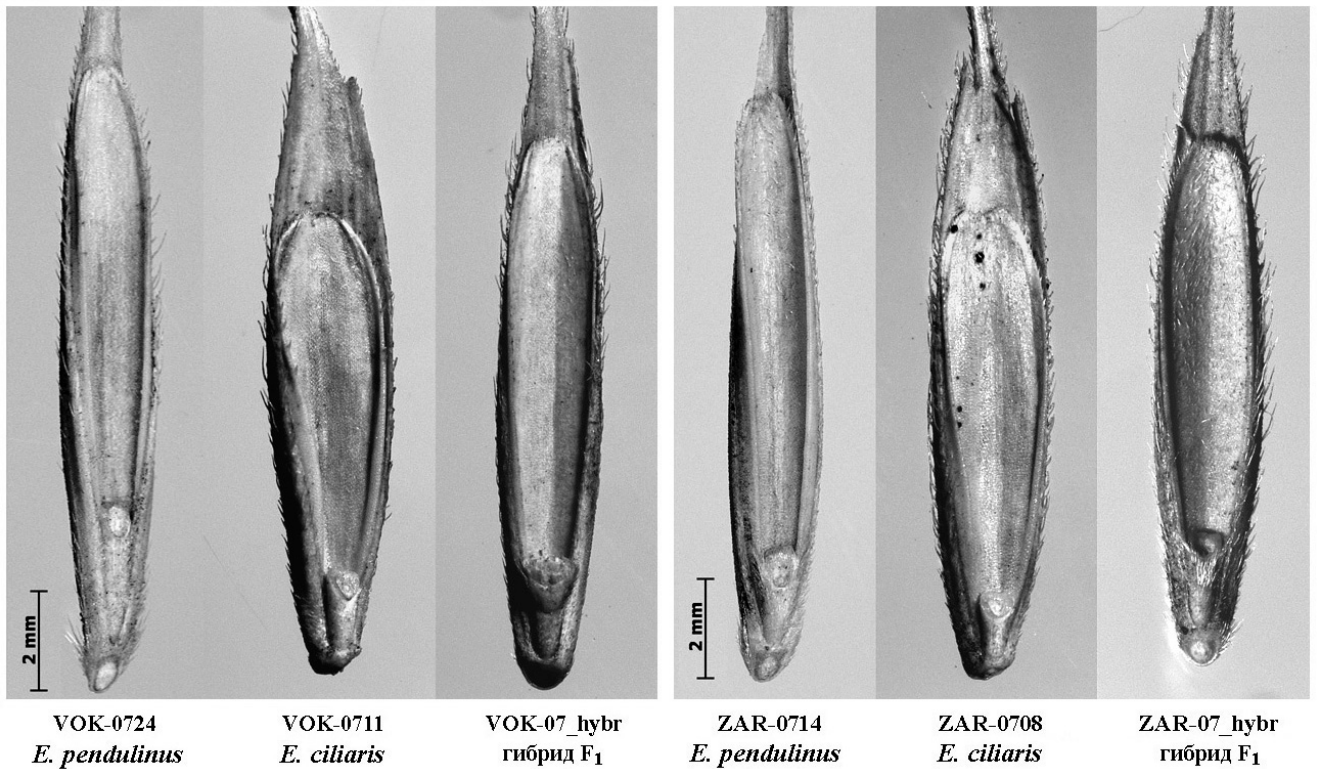


Рис. 71. Верхние цветковые чешуи гибридных растений *E. pendulinus* × *E. ciliaris* из популяций VOK-07 и ZAR-07 в сравнении с предполагаемыми родительскими биотипами из тех же популяций.

Означает ли это, что обнаружен новый вид рода *Elymus* или это одна из морфологически отклоняющихся форм *E. ciliaris*, как обособившаяся линия — должно показать дополнительное подробное изучение живого материала.



Рис. 72. Образцы МОФ с удлиненной ВЦЧ и абсолютно гладкой, безреснитчатой НЦЧ из популяции MES-1111.



Рис. 73. Типичная укороченная ВЦЧ у *E. ciliaris* и *E. amurensis* из разных популяций.

4.3.2. Сравнительный анализ по экспериментальным данным

В эксперименте проверяли предположение, что между *E. ciliaris* и *E. pendulinus* могут проходить интрогрессивные процессы с образованием самофертильных биотипов. Нами было получено 3 гибридных растения между *E. ciliaris* MES-0702 (Хасанский р-н Приморского края) и *E. pendulinus* USS-0720 (Уссурийский р-н). Морфологический анализ выращенных растений F_1 гибридов подтвердил промежуточное состояние всех различительных признаков, как было отмечено при анализе природных гибридов. В отношении репродуктивных свойств были отмечены нерастрескивающиеся (закрытые) пыльники (рис. 74) и как результат — полная стерильность. Очевидно, что главной причиной стерильности является наличие репродуктивного барьера между *E. ciliaris* и *E. pendulinus*. Последствия межвидовой интрогрессии между *E. ciliaris* и *E. pendulinus* в природных популяциях нами не были обнаружены, несмотря на то, что два вида часто произрастают в общих экотопах в непосредственной близости между особями. Электрофоретический анализ семян двух видов из смешанных популяций Южного Приморья также показал отсутствие общих компонентов в белковых спектрах.

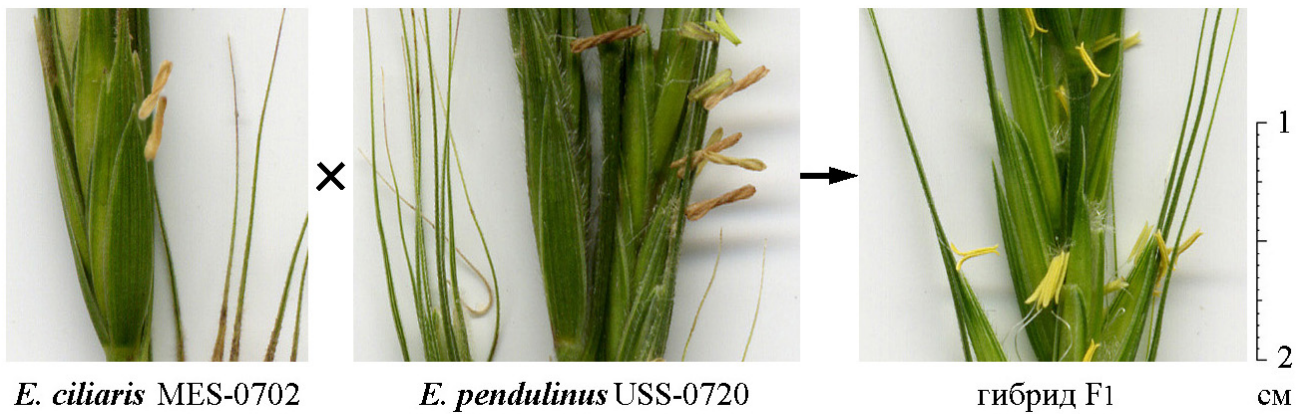


Рис. 74. Фрагменты колосков родительских образцов *E. ciliaris* MES-0702, *E. pendulinus* USS-0720 и межвидового гибрида F₁ с закрытыми пыльниками.

Таким образом, детальный морфологический анализ дальневосточных образцов *E. ciliaris* и *E. pendulinus* показал наличие стабильных и надежных критериев, по которым различаются два вида (Кобозева, Агафонов, 2011б). Вместе с тем, в местах совместного произрастания (табл. 34) нами неоднократно были отмечены и собраны межвидовые гибриды, обладающие промежуточными признаками. Изучение таких особей показало их полную семенную стерильность. Три искусственных гибрида, созданных в лабораторных условиях, также показали промежуточные состояния диагностических признаков и полную пыльцевую и семенную стерильность. Однако, морфологический анализ растений *E. ciliaris* и *E. pendulinus* не позволяет однозначно ответить на вопрос о возможности протекания интрогрессивных процессов, так как для обоих видов характерна изменчивость по гомологичным рядам признаков — степени опушения листовых пластинок и наличия ресничек на НЦЧ и ВЦЧ. Ранее было показано, что специфичность полипептидных спектров белков эндосперма у индивидуальных растений позволяет обнаружить последствия межвидовой интрогрессии у видов рода *Elymus* в пределах локальных популяций (Герус, Агафонов, 2007; Агафонов, Герус, 2008).

Местонахождения смешанных популяций *E. ciliaris* и *E. pendulinus* на юге Приморского края

Популяция	Код образца	Местонахождение популяции
A*	VLA-0711; VLA-0728; VLA-0734; VLA-0735	окр. г. Владивосток, кустарник в зоне отчуждения между ж/д ст. Санаторная и Океанская между N 43°13.94' E 131°59.95' и N 43°14.015' E 132°00.708'
B	VBG-0722; VBG-0727; VBG-0844; VBG-0710	окр. г. Владивосток, смешанный лес на вершине сопки между N 43°13.18' E 131°59.36 и N 43°13.091' E 131°59.052'
C	RUS-0716; RUS-0733; RUS-0704; RUS-0731	Приморский край, о. Русский, окр. пос. Парис между N 43°00.894' E 131°53.415' и N 43°01.053' E 131°52.793'
D	AND-0707; AND-0713; MES-0721; MES-0703; MES-0706	Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Андреевка, тропы в широколиственном лесу и на урбанизированных территориях между N 42°38.083' E 131°08.177' и N 42°37.104' E 131°8.374'
E	ZAR-0714; ZAR-0708	Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Зарубино, приморский луг N 42°38.375' E 31°04.523'
F	SLA-0705; SLA-0709	Приморский край, Хасанский р-н, окр. г. Славянка, зона отчуждения жел. дор. линии; alt. 6 м; N 42°52.035' E 131°23.037'

*Буквенные обозначения популяций приведены в соответствии с рис. 78

Ранее было показано, что у самоопыляющихся видов рода *Elymus* зерновки с одной особи практически всегда идентичны по спектрам белков, поэтому для общей характеристики конкретного растения достаточно одной зерновки (Агафонов и др., 2008). Состав других анализируемых образцов в сравнительных опытах зависит от поставленной задачи. Был проведен опыт по изучению электрофоретических свойств белков эндосперма *E. ciliaris* при двух вариантах — без добавления в белковые экстракты редуцирующего агента 2-меркаптоэтанол и с обработкой данным агентом (рис. 75, варианты –Me и +Me). Результаты подтвердили ранее полученные данные о том, что вариант +Me является более информативным, так как, помимо мономерных белков, на спектрах проявляются

компоненты, соответствующие субъединицам полимерных белков — глютелинов и агрегированных проламинов (Агафонов, Баум, 2000; Kostina et al., 1998).

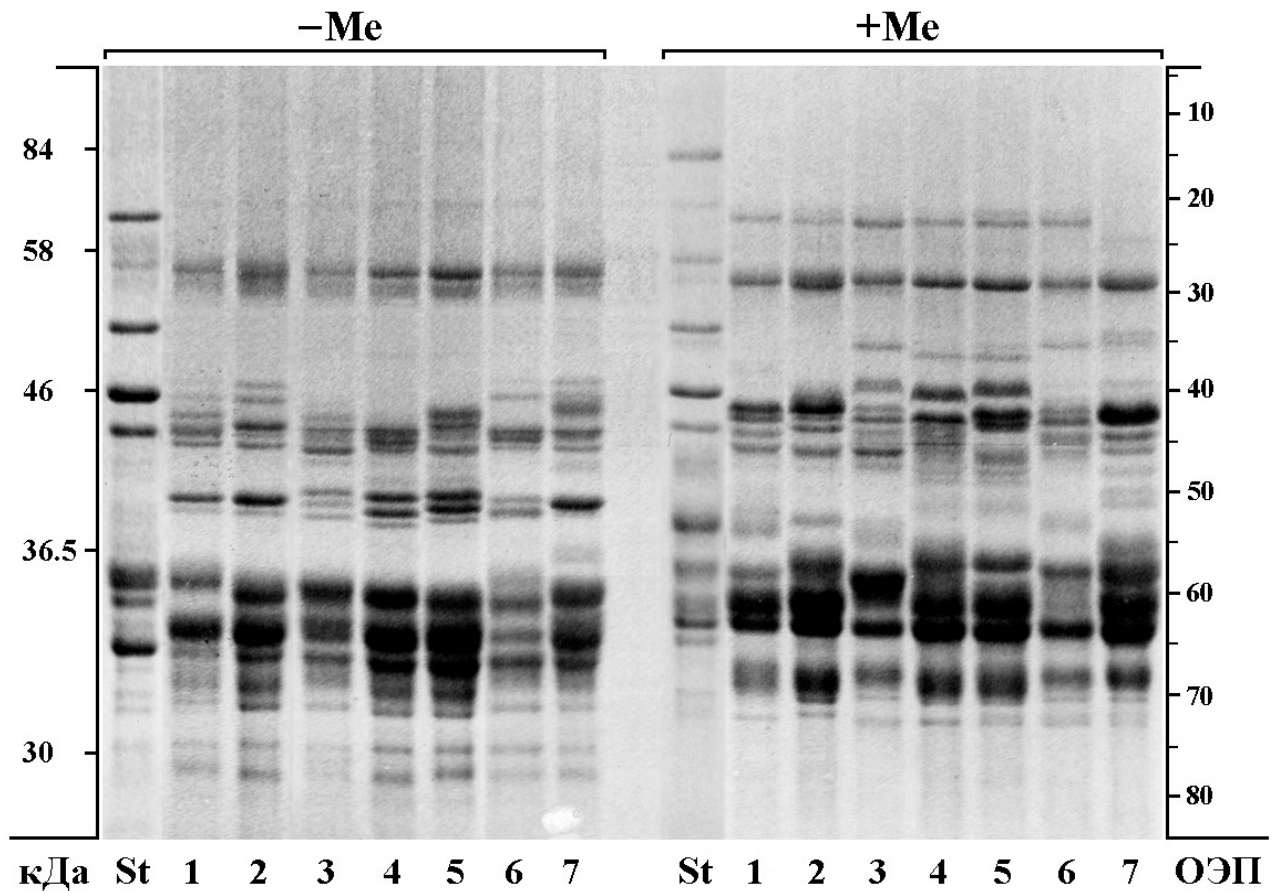


Рис.75. SDS-электрофореграмма запасных белков эндосперма образцов *E. ciliaris* из Приморского края (1–6) и пограничного района Северной Кореи (7) в вариантах –Me и +Me в одном гелевом блоке. 1. MES-8745; 2. SLA-8637; 3. VOK-8631; 4. VBG-8635; 5. VLA-8630; 6. ANI-8616; 7. COR-8992.

Опыт показал сходство всех образцов вида, включая северо-корейский, в общем распределении полипептидов по ОЭП. В варианте –Me проявились 4 отчетливо выраженные зоны. Самые мелкие, но ярко выраженные полипептиды 28–37 кДа (55–80 ед. ОЭП) по электрофоретическим свойствам близки к таковым у других видов рода *Elymus* (Агафонов, Агафонова, 1992; Герус, Агафонов, 2006), но в зоне около 40 кДа (50–55 ед. ОЭП) присутствовала специфическая группа компонентов. Наиболее полиморфная группа полипептидов расположена в зоне 40–50 кДа (37–47 ед. ОЭП). Наименее варибельная группа из 2–3 полипептидов расположена в зоне около 55 кДа (25–30 ед. ОЭП).

Для варианта +Me также характерны общие свойства видов рода: изменение величин ОЭП большинства компонентов и появление новых, принадлежащих к субъединицам глютелина (Kostina et al., 1998; Agafonov, Baum, 1998). Белковые группы 50–55 ед. и 37–47 ед. ОЭП сливались в одну группу с высокой степенью изменчивости. Пара наибольших по массе глютелиновых субъединиц (22–23 ед. ОЭП) присутствовала у всех приморских образцов (у MES-8745 и VOK-8631 — с небольшими отклонениями по ОЭП), но отсутствовала у северокорейского с замещением парой 24–25 ед. Наиболее консервативный полипептид около 29 ед. ОЭП был также отнесен нами к субъединицам глютелина или агрегированного проламина. Всего было исследовано 42 образца из разных популяций Приморского края. Результаты показали наличие внутривидового сходства в общем группировании компонентов по зонам ОЭП, но отсутствие постоянных, видоспецифичных полипептидов. Наряду с гетерогенными, изменчивыми популяциями были найдены обособленные группы особей семейного типа (5–10 особей), идентичные между собой по составу полипептидов.

Сравнительный анализ семян *E. ciliaris* и *E. pendulinus* в варианте –Me, показал следующие закономерности (рис. 76): во-первых, виды обладают выраженной специфичностью полипептидных спектров, при этом характерная для *E. ciliaris* группа компонентов 50–55 ед. ОЭП у *E. pendulinus* отсутствует. Анализ образцов 2-17 и 2-18 (MES-8613 и MES-8640), соответствующих виду *E. amurensis*, показал совпадение по компонентам спектра с другими образцами *E. ciliaris* в зонах ОЭП 22–24 ед., 52–55 ед. и 73–86 ед. ОЭП. Этот факт полностью согласуется с выводом об их видовом единстве (Кобозева и др., 2011). Во-вторых, анализ образцов *E. pendulinus* позволяет заметить более высокую изменчивость по мономерным белкам, особенно в зонах высокомолекулярных компонентов 20–35 ед. и низкомолекулярных 60–85 ед. ОЭП, даже если исключить из рассмотрения географически отдаленные образцы GAL-8942 и HAV-8902 (A-1 и A-2).

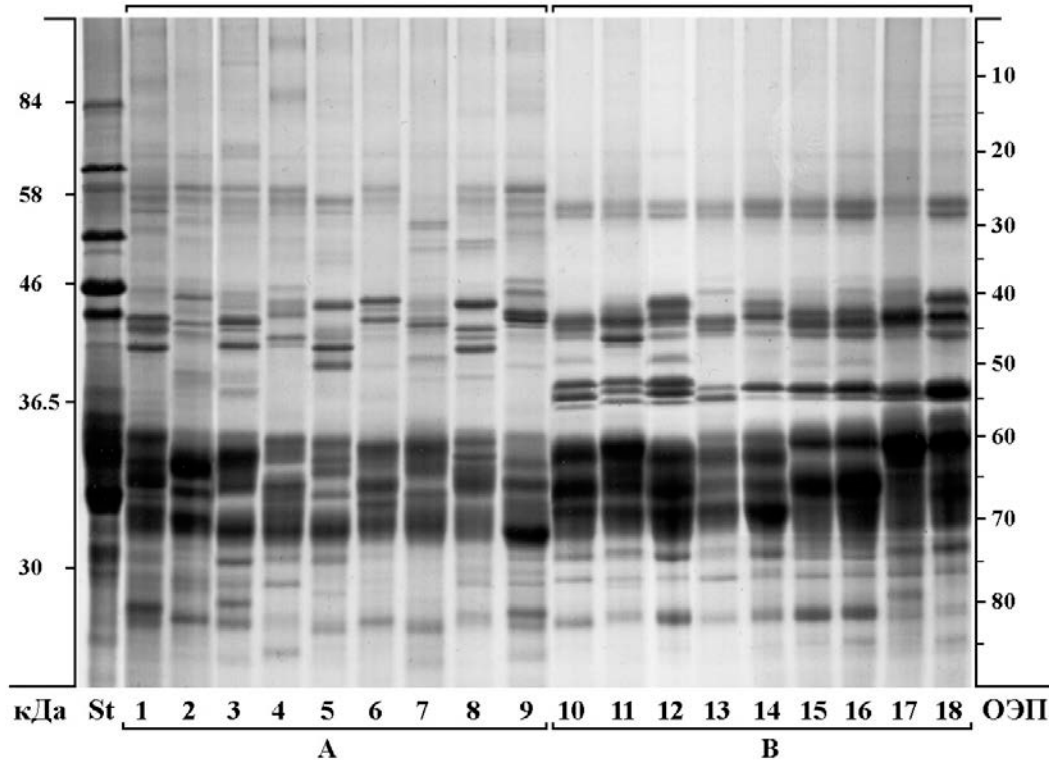


Рис. 76. SDS-электрофореграмма запасных белков эндосперма образцов *E. pendulinus* (A) и *E. ciliaris* (B) из разных популяций респ. Алтай (1), Хабаровского края (2) и Приморского края (3–18). Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте –Me. 1. GAL-8942; 2. НАВ-8902; 3. VBG-8460; 4. VSE-8634; 5. VOK-8648; 6. SHA-8653; 7. ANI-8645; 8. AND-8611; 9. MES-8608; 10. VBG-8435; 11. VOK-8631; 12. VLA-8630; 13. ANI-8646; 14. SLA-8466; 15. MES-8641; 16. MES-8626; 17. MES-8613; 18. MES-8640.

Был проведен более подробный анализ белкового полиморфизма *E. pendulinus* в варианте +Me (рис. 77). Среди образцов из разных популяций Приморского края идентичных спектров не обнаружено, что свидетельствует о возможности доступного и эффективного изучения генетической структуры и филогенетических взаимоотношений между популяциями вида. Так, среди растений популяции SAD-08 особь D-18 значительно отличается от остальных, которые, в свою очередь либо идентичны, либо различаются по единичным полипептидам. Заметным сходством характеризовались образцы из Хасанского р-на вблизи побережья Японского моря (рис. 77, А). От них незначительно отличался один из образцов с о-ва Русский (рис. 77, В-5), в то время как другой образец с острова был более схож с некоторыми образцами с территории г. Владивосток (рис. 77, С). При этом наибольшее сходство в отдельных зонах ОЭП показали некоторые образцы из разных популяций. Значительно отличающимся

спектром обладал образец USS-0720 из окр. г. Уссурийска (рис. 77, 23), наиболее удаленный от побережья.

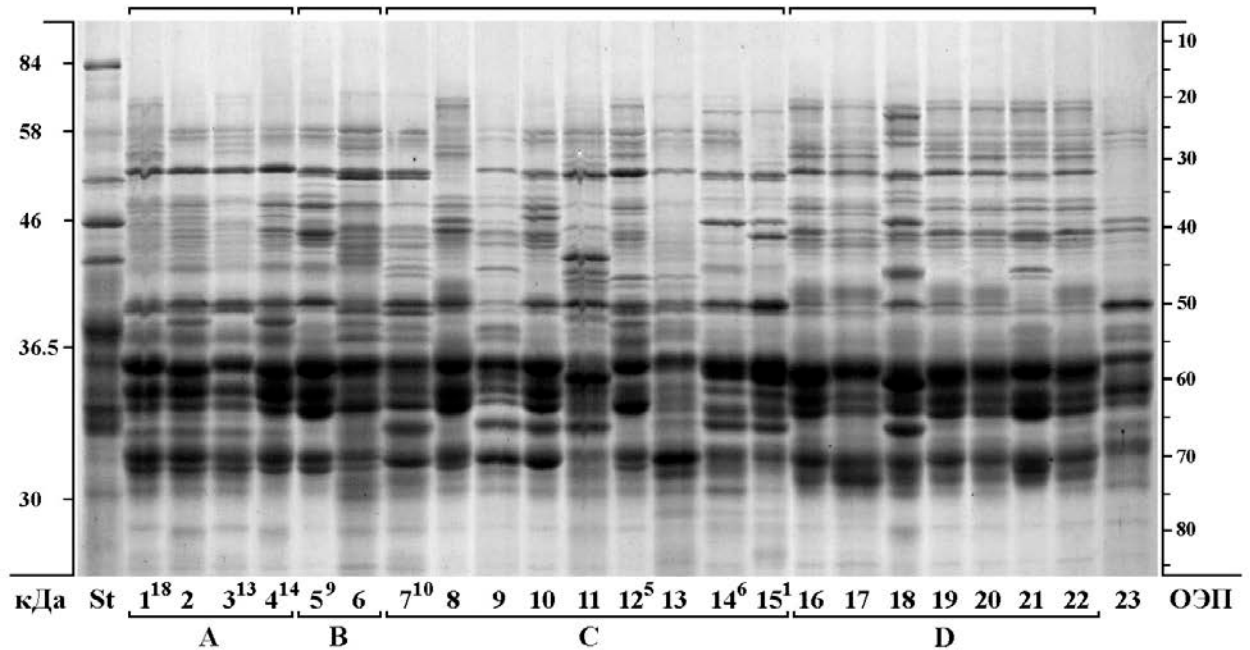


Рис. 77. SDS-электрофореграмма запасных белков эндосперма образцов *E. pendulinus* из разных популяций в Приморском крае. Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте +Me. Надстрочными номерами отмечены образцы, взятые в сравнительный опыт с выборочными образцами *E. ciliaris* из этих же местообитаний (рис. 78). **1.** ZAR-0714; **2.** ZAR-0715; **3.** AND-0713; **4.** MES-0721; **5.** RUS-0716; **6.** RUS-0732; **7.** VLA-0718; **8.** SHA-0723; **9.** SHA-0843; **10.** VLA-0719; **11.** VLA-0729; **12.** VBG-0722; **13.** VOK-0724; **14.** VBG-0727; **15.** VOK-0728; **16–22.** Выборка из популяции SAD-08; **23.** USS-0720.

Однако такие различия в белковом спектре не могут являться критерием генетической обособленности, так как созданный гибрид F_1 USS-0720 \times MES-0721 обладает нормальной семенной фертильностью, а в поколении F_2 не обнаружено ни одного стерильного растения. По этой причине нам нет необходимости строить суммарные матрицы и дендрограммы сходства по всему спектру компонентов. Тем не менее, особенности образцов с наиболее заметными отличиями, таких как USS-0720, заставляют внимательнее рассмотреть совокупность морфологических признаков. Наиболее существенным нами расценивается тот факт, что все без исключения образцы *E. pendulinus* обладают группами компонентов, в большей или меньшей степени совпадающими с таковыми у других образцов вида. Но при этом, также как у *E. ciliaris*,

отсутствуют постоянные видоспецифичные полипептиды.

Анализовались выборки семян разных образцов двух видов из мест совместного произрастания (рис. 78). Визуально на спектрах не выявлено отчетливых общих полипептидов, указывающих на протекание интрогрессивных процессов. Напротив, проявилась видовая специфичность компонентного состава белковых профилей, демонстрирующая обособленность *E. ciliaris* и *E. pendulinus* при использовании данного критерия.

Электрофореграмма (рис. 78) была дополнительно проанализирована с помощью программы BioNumerics. С использованием различных мер сходства построена консенсусная дендрограмма (рис. 79) и проведен бутстреп-анализ достоверности кластеров (рис. 80).

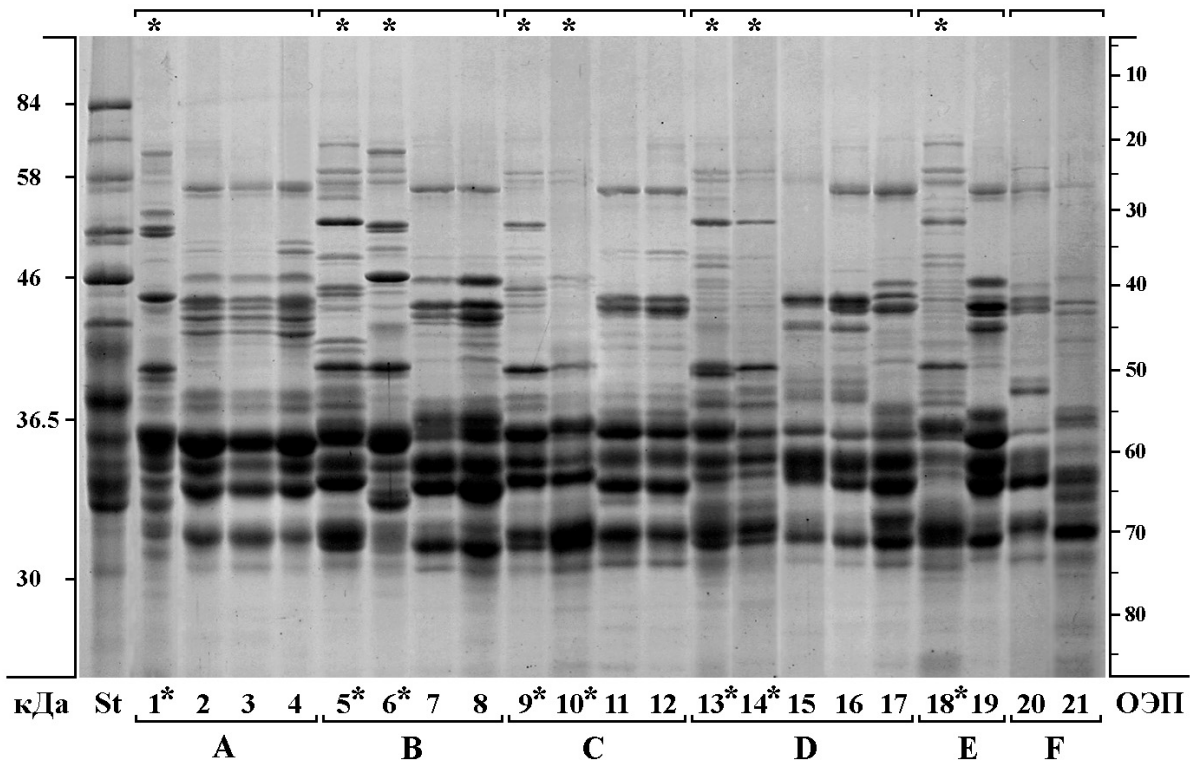


Рис. 78. SDS-электрофореграмма запасных белков эндосперма образцов *E. pendulinus* и *E. ciliaris* из мест совместного или близкого произрастания в Приморском крае. Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте +Me; Буквенные обозначения популяций приведены в соответствии с **табл. 34**. Звездочками отмечены образцы *E. pendulinus*. 1. VLA-0728; 2. VLA-0711; 3. VLA-0734; 4. VLA-0735; 5. VBG-0722; 6. VBG-0727; 7. VBG-0844; 8. VBG-0710; 9. RUS-0716; 10. RUS-0733; 11. RUS-0704; 12. RUS-0731; 13. AND-0713; 14. MES-0721; 15. MES-0703; 16. MES-0706; 17. AND-0707; 18. ZAR-0714; 19. ZAR-0708; 20. SLA-0705; 21. SLA-0709.

При сравнении двух дендрограмм очевидно, что кластеры [(D13*, E18*) (C9*, D14*)], (A1*, B6*), (C11, C12), F20), [(A2, A3), A4], (D15, D16), (B7, B8) выявляются при использовании различных мер сходства и имеют значения бутстрепа около 100%, что указывает на их высокую достоверность. Кластеры [(D13*, E18*) (C9*, D14*)], (A1*, B6*) представляют образцы *E. pendulinus*, остальные – *E. ciliaris*. Отдаленность образца *E. pendulinus* C10* (RUS-0733) от остальных образцов вида, вероятнее всего, связана с искривлением данного электрофоретического трека и ошибкой программы считывания.

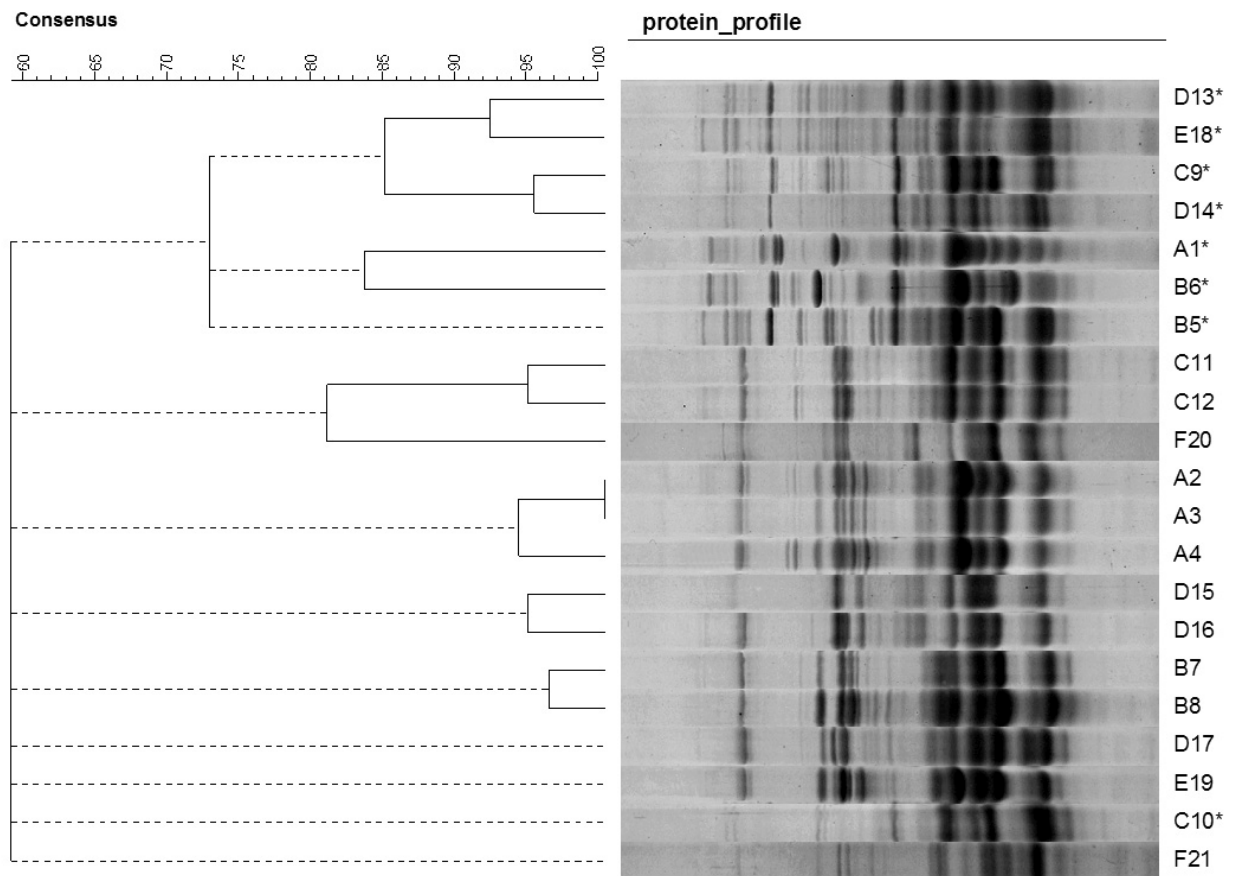


Рис. 79. Консенсусная дендрограмма популяций *E. ciliaris* и *E. pendulinus*, построенная по белковым электрофоретическим профилям (рис. 78) с использованием коэффициентов Жакара (Jaccard), Дайса (Dice), Жеффрея (Jeffrey), Охаи (Ochiai). Сплошными линиями отмечены кластеры, которые выявляются с использованием любого из 4-х коэффициентов, пунктирными линиями отмечены образцы, вхождение которых в тот или иной кластер зависит от применяемой меры сходства. Справа от дендрограммы представлены электрофоретические треки соответствующих образцов.

Проведенный дополнительный опыт (см. рис. 77) показал близкое сходство RUS-0732 с другими образцами из популяции RUS-07. Отдаленность F21 (SLA-0709) от других образцов *E. ciliaris* подтверждается существенным отличием в белковых профилях (рис. 78). На дендрограмме (рис. 80) образцы C10* и F21 объединены в один кластер с высоким значением бутстрепа (100%), однако сходство их между собой очень низкое (58.3%), что указывает на формальный характер объединения. Данное предположение подтверждается и консенсусной дендрограммой (рис. 80), на которой они не составляют кластер.

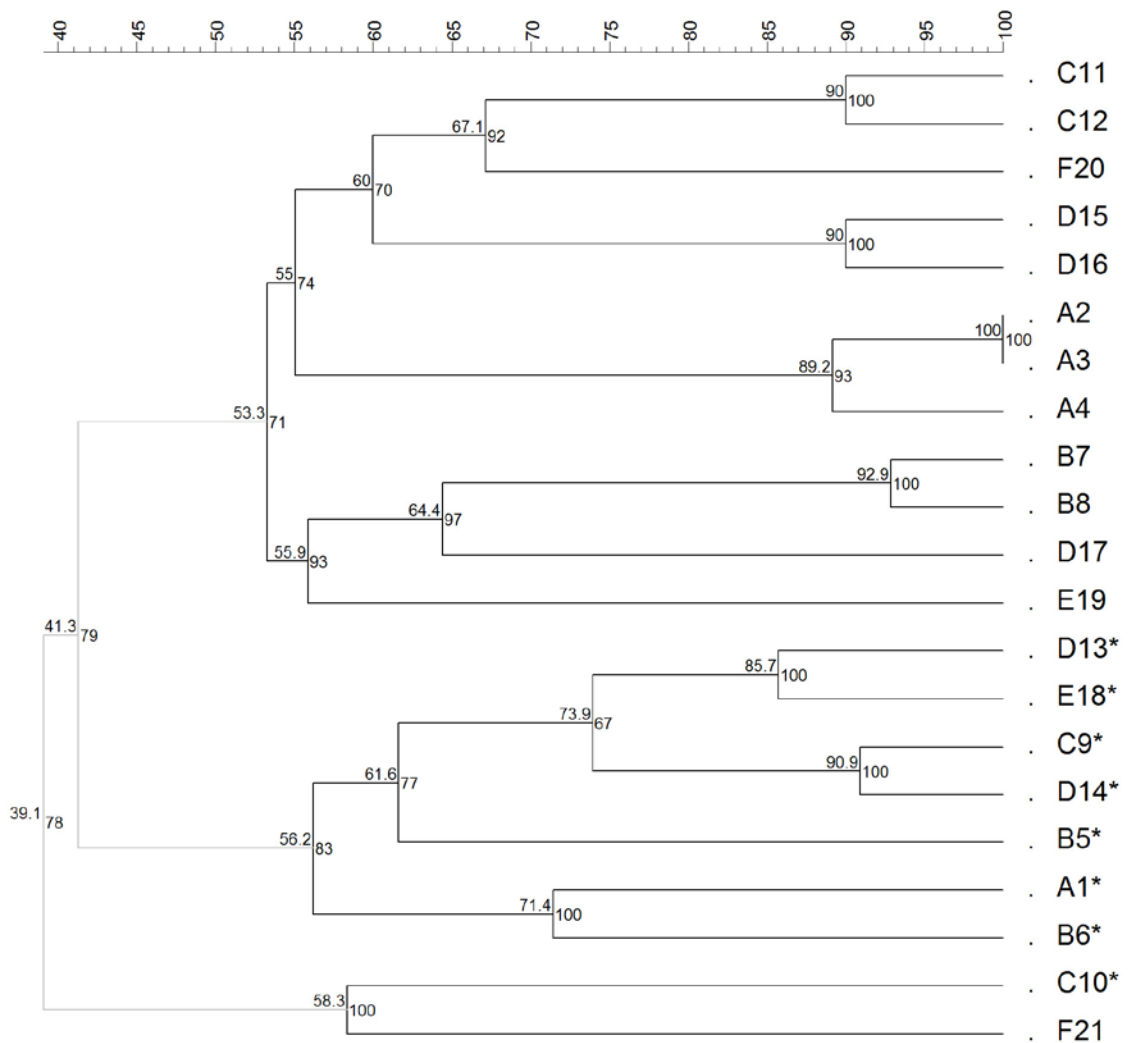


Рис. 80. Дендрограмма популяций *E. ciliaris* и *E. pendulinus*, рассчитанная методом UPGMA по числовой матрице присутствия-отсутствия фрагментов, и бутстрепа-анализ достоверности кластеров. Цифрами слева от узлов обозначена мера сходства образцов (%), справа – значения бутстрепа (%). Нумерация образцов в соответствии с рис. 78. Звездочками отмечены образцы *E. pendulinus*.

Таким образом, образцы двух видов отчетливо разделились по разным кладам, что в целом подтверждает наше заключение о наличии видовой специфичности белковых спектров семян *E. pendulinus* и *E. ciliaris*. Обнаружение двух образцов С10* (*E. pendulinus*) и F21 (*E. ciliaris*), отличающихся по белковым профилям от других представителей видов, возможно является результатом методической ошибки при приготовлении образцов, либо указывает на более широкую изменчивость белковых спектров для представителей обоих видов и нуждается в дополнительном исследовании.

Согласно полученным комплексным данным, последствия межвидовой интрогрессии между *E. ciliaris* и *E. pendulinus* в природных популяциях нами не обнаружены, несмотря на то, что два вида часто произрастают в общих экотопах в непосредственной близости между особями. Тем не менее, это не означает, что процессы интрогрессии не могут протекать в других точках ареала или с участием других биотипов, отличающихся по генетической конституции. Как было показано в главе 4.2., *E. ciliaris* – это агрегатный вид, представленный совокупностью самоопыляющихся линий, между которыми сложились репродуктивные барьеры. Но результаты нашего исследования свидетельствуют о том, что вероятность интрогрессии достаточно мала. Возможно, такого рода процессы могут протекать с исключительно низкой частотой или совершенно “запрещены” в природных условиях по причине эволюционно дивергировавших геномов данных видов.

Что касается происхождения *E. amurensis*, то этот таксон, вероятнее всего, представляет собой совокупность морфотипов *E. ciliaris* s. l. (Кобозева и др., 2011), которая не обладает качествами самостоятельного вида. В настоящее время нет никаких оснований предполагать происхождение *E. amurensis* от высокообособленных видов *E. ciliaris* и *E. pendulinus*.

Выводы по подглаве 3.3.

Согласно полученным комплексным данным, основанным на изучении морфологии и полиморфизма белков эндосперма, у образцов видов *E. ciliaris* и

E. pendulinus из точек совместного произрастания (Приморского края) общих морфологических признаков или полипептидных компонентов, которые могли бы появиться в результате генетической интрогрессии обнаружено не было.

Визуальный анализ электрофоретических спектров, а также построение дендрограмм с использованием различных мер сходства проявили высокую степень видовой специфичности и не выявили признаков интрогрессии, несмотря на то, что два вида часто произрастают в общих экотопах.

Не обнаружены также признаки происхождения *E. amurensis* от обособленных видов *E. ciliaris* и *E. pendulinus*.

**ГЛАВА 5. ФОРМА ВЕРХНИХ ЦВЕТКОВЫХ ЧЕШУЙ
У ВИДОВ С РАЗНОЙ ГЕНОМНОЙ КОНСТИТУЦИЕЙ И ПРИМЕНЕНИЕ ЭТОГО ПРИЗНАКА
ДЛЯ ЦЕЛЕЙ ТАКСОНОМИИ РОДА *ELYMUS***

В последнее время начали активно развиваться молекулярно-генетические исследования, подтверждающие генетические различия между группами видов с разной геномной конституцией. Кроме самостоятельного рода *Kengyilia* было предложено восстановить независимый род *Campeiostachys* Drobov с включением в него видов рода *Elymus* с геномной формулой StStHHYY (Baum et al., 2011).

По мнению авторов (Baum et al., 1991; Jensen, Chen, 1992), представители восстановленного рода обладают характеристиками ВЦЧ, позволяющими отличить их от StY-геномных видов *Roegneria*. Данный тезис представляется нам довольно сомнительным. Признак формы ВЦЧ изначально был положен в основу разделения родов *Elymus* и *Roegneria* (Baum et al., 1991). В род *Roegneria* были включены виды, имеющие ВЦЧ, короче или равные НЦЧ, и округлую или широко-выемчатую на верхушке форму. Тогда род *Elymus* должен содержать виды с ВЦЧ, равной по длине НЦЧ, со слегка удлиненной и острой, или усеченной формой. В качестве примера, авторами были приведены рисунки ВЦЧ, характерны для трех видов *Roegneria* (*R. caucasica* C. Koch, *R. turczaninovii* (Drobow) Nevski и *R. ciliaris* (Trin.) Nevski) и трех видов *Elymus* (*E. sibiricus* L., *E. mutabilis* (Drobow) Tzvelev, *E. caninus* (L.) L.). Позднее было подтверждено существование корреляции между геномной конституцией и формой и размерами НЦЧ и ВЦЧ, в частности, показано, что для StY-геномных видов характерна округлая форма ВЦЧ (Salomon, Lu, 1992). В качестве примера для каждой формы ВЦЧ приводилось по одному виду, но без учета природного внутривидового полиморфизма (рис. 81, *A, B, C, D, E, F, G*). Для StH-геномных видов была указана усеченная форма ВЦЧ (*E. sibiricus*) и острая (*E. caninus*), а для StY-геномных видов — округло-скошенная (*E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvelev), округлая (*E. parviglume* (Keng) A. Löve) и вильчатая форма ВЦЧ (*E. causicus* (C. Koch) Tzvelev).

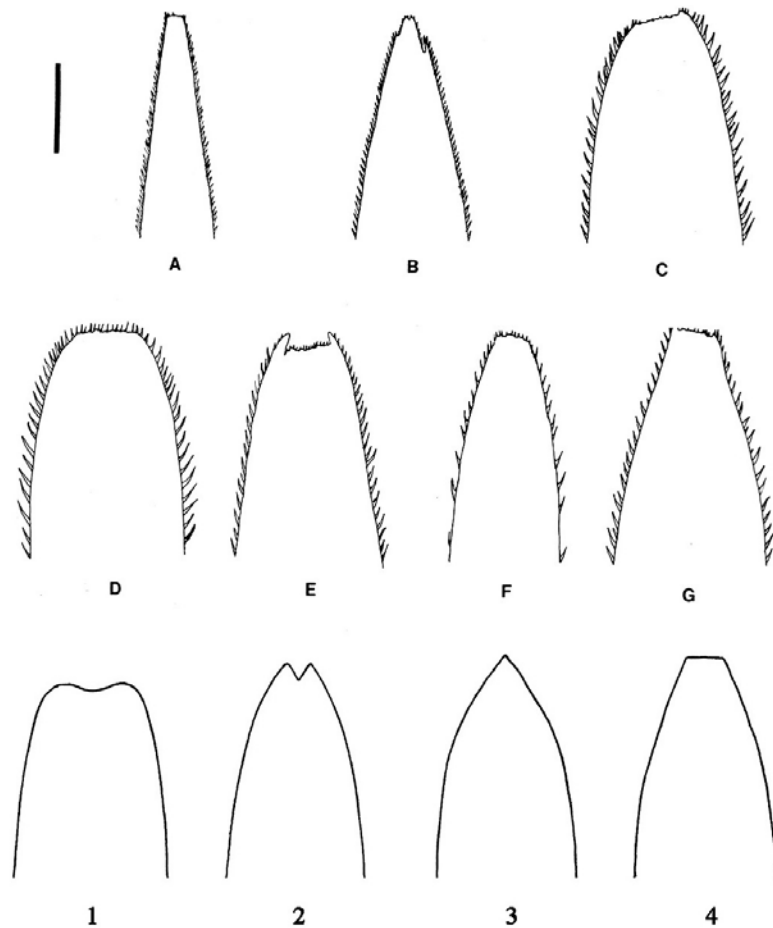


Рис. 81. Формы ВЦЧ, характерные для видов рода *Elymus*.

Буквами обозначены формы согласно классификации В. Salomon и В.-R. Lu (1992):

A – усеченная форма ВЦЧ,

B – острая,

C – округло-скошенная,

D – широко-округлая,

E – вильчатая,

F – округлая,

G – суженно-скошенная.

Цифрами обозначены формы, дополняющие

классификацию согласно нашим исследованиям:

1 – широко-выемчатая,

2 – узко-выемчатая,

3 – заостренная,

4 – широко-усеченная.

Указанный масштаб на рисунке равен 1 мм.

Нами была поставлена задача на примере популяционных выборок изучить изменчивость формы ВЦЧ у видов рода *Elymus* с разной геномной конституцией и оценить возможность использования данного признака в таксономии рода. Для анализа признака были взяты растения (от 6 до 36 особей для разных видов), относящиеся к различным видам StY-, StH- и StHY- геномных групп, произрастающие на территории Азиатской России. Для получения изображений было отобрано по 6 типичных форм каждого вида, различающихся по эколого-географическим характеристикам, а также некоторые МОФ, имеющие признаки межвидовой интрогрессии. В России распространены виды только трех геномов: StH, StY, StHY. По нашим данным, морфология ВЦЧ у большинства видов соответствует вышеупомянутой классификации (Salomon, Lu, 1992). Для StY-геномных видов наиболее характерна широко-округлая и округлая форма ВЦЧ, реже встречается широко-выемчатая и вильчатая форма (рис. 82, 83, 84).



Рис. 82. Полиморфизм ВЦЧ у образцов *E. gmelinii* из географически отдаленных популяций: **1.** МАI-0564 (Респ. Хакасия); **2.** SAU-9504 (Красноярский кр.); **3.** TUU-0776 (Респ. Тыва); **4.** TSH-0577 (Респ. Тыва); **5.** MON-9512 (Северная Монголия); **6.** BUM-0571 (Респ. Бурятия).



Рис. 83. Полиморфизм ВЦЧ у образцов *E. pendulinus* из географически отдаленных популяций Приморского края: **1.** GTS-1101; **2.** USS-0720; **3.** SHA-0723; **4.** ВКА-0921; **5.** SAD-0841; **6.** VSE-1018.



Рис. 84. Полиморфизм ВЦЧ у образцов *E. nevskii* из географически отдаленных популяций: **1.** KAZ-0103 (Казахстан); **2.** KAZ-0108 (Казахстан); **3.** KSA-0938 (Казахстан); **4.** СНА-8764 (зап. Тянь-Шань); **5.** Н10215 (Таджикистан); **6.** Н10223 (Таджикистан).

Для StH-геномных видов характерны заостренная, узко-выемчатая, усеченная, а также широко-усеченная и округлая, реже суженно-скошенная и округло-скошенная ВЦЧ (рис. 85, 86, 87). Но при этом округлые формы ВЦЧ, отмеченные у *E. mutabilis* и, особенно, у *E. confusus*, являются своего рода “визитной карточкой” для видов StY-геномной группы и, следовательно, не могут быть абсолютным критерием геномной конституции.



Рис. 85. Полиморфизм ВЦЧ у образцов *E. sibiricus* из географически отдаленных популяций: **1.** KAZ-0931 (Казахстан); **2.** SAU-9515 (Красноярский кр.); **3.** Н10238 (Таджикистан); **4.** BUR-0569 (Респ. Бурятия); **5.** МРА-0720 (Магаданская обл.); **6.** VSE-1019 (Приморский кр.).



Рис. 86. Полиморфизм ВЦЧ у образцов *E. confusus* из географически отдаленных популяций: **1.** ВUB-0505 (Респ. Бурятия); **2.** BUR-0557 (Респ. Бурятия); **3.** GAR-0540 (Респ. Бурятия); **4.** TAR-0730 (Респ. Тыва); **5.** CHI-0903 (Забайкальский кр.); **6.** КАВ-9602 (Камчатский кр.).



Рис. 87. Полиморфизм ВЦЧ у образцов *E. mutabilis* из географически отдаленных популяций: **1.** ЕК-1414 (Казахстан); **2.** KAZ-0117 (Казахстан); **3.** АКТ-0451 (Респ. Алтай); **4.** SBI-9508 (Красноярский кр.); **5.** TUA-0001 (Респ. Тыва); **6.** ВАІ-0405 (Респ. Бурятия).

Для StNY-геномных, как и для StY-геномных видов, характерна округлая форма ВЦЧ (рис. 88).



Рис. 88. Полиморфизм ВЦЧ у образцов *E. dahuricus* из географически отдаленных популяций: 1. GAC-8914 (Респ. Алтай); 2. SAJ-9901 (Респ. Хакасия); 3. TUV-9910 (Респ. Тыва); 4. ANI-8625 (Приморский кр., окр. г. Партизанск); 5. VLA-8642 (Приморский кр., окр. г. Владивосток); 6. POP-8403 (Приморский кр., о. Попова).

Таким образом, при подробном изучении было обнаружено перекрытие некоторых видов по форме ВЦЧ, относящихся к разным группам по геномной конституции. На основе ранее опубликованных рисунков (Baum et al., 1991; Salomon, Lu, 1992) нами была разработана более полная классификация форм ВЦЧ (табл. 35). Так, наиболее характерная для StY-геномных видов (*E. pendulinus*, *E. fedtschenkoi*, *E. nevskii*, *E. gmelinii*) округлая форма ВЦЧ, также отмечена у *E. caninus* (StH) и *E. dahuricus* Turcz. ex Grizeb. (StHY). Для видов *E. gmelinii* (StY) и *E. mutabilis* (StH) преимущественно характерна округло-скошенная форма ВЦЧ. Соответственно, приурочить определенную форму ВЦЧ к какому-либо виду не представляется возможным в силу, как внутривидовой генетической изменчивости, так и под влиянием различных факторов внешней среды.

Изменчивость формы ВЦЧ у видов разных геномных групп

Вид	Геномная конституция	Наиболее часто встречающаяся форма ВЦЧ	Единично встречающаяся форма ВЦЧ
1	2	3	4
Секция <i>Turczaninovia</i> (Nevski) Tzvelev			
<i>E. dahuricus</i> * Turcz. ex Griseb.	StStHHYY	округлая	округло-скошенная
Секция <i>Goulardia</i> (Husn.) Tzvelev			
<i>E. fedtschenkoi</i> Tzvelev <i>E. nevskii</i> Tzvelev	StStYY	округлая	широко-усеченная, широко-округлая, суженно-скошенная
<i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvelev	StStYY	округлая, вильчатая, реже округло-скошенная	широко-усеченная, узко-выемчатая, заостренная, суженно-скошенная
<i>E. mutabilis</i> (Drobow) Tzvelev	StStHH	широко-усеченная, округло-скошенная, заостренная	узко-выемчатая, округлая, суженно-скошенная, острая
<i>E. komarovii</i> (Nevski) Tzvelev	StStHH	округлая, заостренная, широко-усеченная	острая
<i>E. pendulinus</i> (Nevski) Tzvelev	StStYY	округлая, реже вильчатая	округло-скошенная, широко-выемчатая, узко-выемчатая, широко-усеченная
<i>E. ciliaris</i> (Trin.) Tzvelev	StStYY	широко-округлая	округло-скошенная, широко-выемчатая, широко-усеченная, округло-скошенная
<i>E. caninus</i> (L.) L.	StStHH	заостренная, округлая	узко-выемчатая, острая
Секция <i>Elymus</i>			
<i>E. confusus</i> (Roshev.) Tzvelev	StStHH	узко-выемчатая, усеченная	округло-скошенная, суженно-скошенная, округлая
<i>E. sibiricus</i> L.	StStHH	усеченная	острая
<i>E. sibiricus</i> L. × <i>E. confusus</i> (Roshev.) Tzvelev	StStHH	широко-усеченная, округлая	усеченная, острая

* *E. dahuricus* s.l. (включая *E. excelsus* Turcz. ex Griseb. и *E. woroschilowii* Probat.)

В качестве экспериментальной модели для изучения интрогрессивных процессов, происходящих в природе, нами был получен гибрид между StH-геномными видами *E. sibiricus* и *E. confusus*. Расщепление гибрида в F₂ показало

наличие как типичных для двух видов, так и разных форм ВЦЧ, значительно различающихся между собой (рис. 89).



Рис. 89. Расщепление формы ВЦЧ гибрида *E. sibiricus* BUR-0569 × *E. confusus* BUM-0505 в поколении F₂

Данная модель иллюстрирует гибридизационные и интрогрессивные процессы внутри рода, как источник изменчивости многих морфологических признаков. Здесь необходимо отметить, что систематика рода *Elymus* осложняется рядом причин, среди которых в первую очередь следует назвать относительно малое число диагностических признаков и их дискретных состояний. Многие признаки обладают непрерывной изменчивостью и в значительной мере подвержены модификации под воздействием внешних условий. Тем не менее, форма ВЦЧ является одним из важных морфологических признаков для целей таксономии рода.

Нам представляется целесообразным сохранить единый род *Elymus* с разделением на секции и подсекции, отражающие основные филогенетические ветви эволюции и современной его дифференциации. Но в основу деления на секции должна быть положена геномная конституция видов, а подсекции должны объединять виды, между которыми сохранилась возможность к ограниченной рекомбинации наследственного материала при смене поколений.

Выводы по главе 5.

Виды рода *Elymus* с различной геномной конституцией имеют изменчивость формы ВЦЧ, причем определенные формы (округло-скошенная и округлая) присутствуют во всех трех геномных группах в пределах Азиатской части России. Отмечен внутривидовой полиморфизм формы ВЦЧ у каждого из видов, позволяющий оценивать геномную конституцию только в качестве ориентировочного критерия.

**ГЛАВА 6. КОНСПЕКТ ВИДОВ РОДА *ELYMUS* С ГЕНОМОМ StY
НА ТЕРРИТОРИИ АЗИАТСКОЙ РОССИИ**

На основании полученных данных, виды StY-геномной группы рода *Elymus*, распространенные на территории Азиатской России предлагаем выделить в отдельную новую секцию *Gmelinia* Kobozeva et Agafonov с четырьмя подсекциями. Таксономическая система приведена ниже.

Trib. *Triticeae* Dum.

Subtrib. *Triticinae* Trin. et Grizeb.

Gen. *Elymus* L.

Sect. *Gmelinia* Kobozeva et Agafonov sect nov., prov. – Sect. *Goulardia* (Husn.) Tzvelev, 1970, в Список раст. Герб. фл. СССР 18:27, р. р.; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 112; Цвелев, Проб., 2010, в Комаровские чтения 57: 25. – Типус: *E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvelev.

Колосья прямые или слегка наклоненные с многочисленными колосками, расположенными по 1 двумя правильными рядами. Колосковые чешуи эллиптические или ланцетовидные, равны по длине нижней цветковой чешуе или короче ее. Верхние цветковые чешуи равны по длине нижним цветковым чешуям или немного короче их, расстояние между киями широкое и кили опущены ресничками разной длины.

Subsect. *Gmelinia* Kobozeva et Agafonov subsect nov., prov. – Типус: *E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvelev.

Колосья жесткие прямостоячие. Колосковые чешуи ланцетовидно-заостренные, заканчиваются короткой остью 1-2 мм дл., шиповатые по жилкам. Нижние цветковые чешуи ланцетовидные, жестко шиповатые по всей поверхности, ости прямые длинные, при созревании отогнутые под прямым углом. Форма верхних цветковых чешуй округлая или вильчатая. Растения плотнодерновинные.

E. gmelinii (Ledeb.) Tzvelev, 1968, в Раст. Центр. Азии 4: 216; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 114; Грубов, 1982, Опред. сосуд. раст. Монголии: 50; Проб., 1985, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 1: 114; Хохр., 1985, Фл. Магад. обл.: 66; Пешкова, 1990, в Фл. Сиб. 2: 23; Ломон., 2003, в Опред. раст. Алтайск. кр.: 549; G. Zhu et S.L. Chen, 2006, in Fl. China 22: 410; Ломон., 2007, в Опред. раст. Респ. Тывы: 615; Цвелев, Проб., 2010, в Комаровские чтения 57: 26; Агафонов, 2012, в Опред. раст. Респуб. Алтай: 551; Липин, 2012, в Конспект фл. Азиат. России: 522. – *Triticum caninum* var. *gmelinii* Ledeb. 1829, Fl. Alt. 1: 118; id. 1831, Icon. Pl. Fl. Ross. 3: 16, tab. 248. – *Agropyron turczaninovii* Drobow, 1914, Тр. Бот. муз. Акад. наук 12: 47. —

Roegneria turczaninovii (Drobow) Nevski, 1934, Тр. Среднеаз. унив., сер. 8 в, 17: 607. – *R. gmelinii* (Ledeb.) Kitag., 1939, Lineam. Fl. Mansh.: 91. – *Semeiostachys turczaninovii* (Drobow) Drobow, 1941, во Фл. Узбек. 1: 539.

Описан с Алтая. По протологу: “*E montibus altaicis, 1827, Ledebour*”.

Neotypus (Цвелев, 2012: 309): Зап. Сибирь, “Томская губ., Бийский у., заросли по берегу Чарыша у устья Топчуган, 25.07.1913, № 2796а, Н.И. Кузнецов и Т.К. Триполитова” (LE!).

Встречается на лугах, лесных полянах, галечниках, в разреженных лесах, в горно-степном и лесостепном поясах на открытых склонах: *Зап.-Сиб., Алт.-Енис., Тунг.-Енис., Байк., Амур., Камч., Маньч., Сах.* – Общ. распр.: Средняя Азия (Джунгария, сев. Тянь-Шань), Монголия, Китай.

Subsect. *Curvati* (Nevski) Tzvelev, 2008, Бот. журн. 93, 10: 1588; Цвелев, Проб., 2010, в Комаровские чтения 57: 25. – *Roegneria ser. Curvatae* Nevski, 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2: 47. – Типус: *E. fedtschenkoi* Tzvelev.

Колосья прямостоячие, однобокие. Колосковые чешуи широколанцетовидные, заканчиваются остевидным заострением или короткой остью 1-2 мм дл., голые, по краю пленчатые. Нижние цветковые чешуи широколанцетовидные, коротко-густошиповатые по всей поверхности, ости прямые, при созревании отогнутые резко вниз. Форма верхних цветковых чешуй округлая. Растения плотно- или рыхлодерновинные, часто с коленчато-согнутыми стеблями.

E. fedtschenkoi Tzvelev, 1973, Новости сист. высш. раст. 10: 21; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 113; Грубов, 1982, Определ. сосуд. раст. Монголии: 50; Пешкова, 1990, в Фл. Сиб. 2: 22; G. Zhu et S.L. Chen, 2006, in Fl. China 22: 427; Цвелев, Проб., 2010, в Комаровские чтения 57: 25; Агафонов, 2012, в Определ. раст. Респуб. Алтай: 551; Липин, 2012, в Конспект фл. Азиат. России: 522. — *Agropyron curvatum* Nevski, 1932, Изв. Бот. сада АН СССР, 30: 629, non *Elymus curvatus* Piper, 1903. – *Roegneria curvata* (Nevski) Nevski, 1934, Тр. Среднеаз. унив., сер. 8 в, 17: 68. – *Elymus macrolepis* (Drobow) Tzvelev, 1968, в Раст. Центр. Азии 4: 217, quoad pl.

Описан с Сев. Тянь-Шаня. Типус: “Сев. склон Кетменьских гор, ущелье Киргизсай, пос. Подгорный, 19.07.1910, А. Михельсон” (LE!).

На территории Азиатской России встречается очень редко в Республике Алтай в высокогорьях на субальпийских лугах: *Алт.-Енис.* – Общ. распр.: очень широко в горах Средней и Центральной Азии.

E. nevskii Tzvelev, 1970, в Список раст. Герб. фл. СССР 18:29; Пешкова, 1990, в Фл. Сиб. 2: 26; G. Zhu et S.L. Chen, 2006, in Fl. China 22: 421; Цвелев, Проб., 2010, в Комаровские чтения 57: 26; Агафонов, 2012, в Определ. раст. Респуб. Алтай: 552; Липин, 2012, в Конспект фл. Азиат. России: 523. – *Agropyron ugamicum* Drobow, 1923, в Определ. Раст. Окр. Ташкента 1: 41, non *E. ugamicus* Drobow, 1925. – *Roegneria ugamica* (Drobow) Nevski, 1934, Тр. Среднеаз. унив., сер. 8 в, 17: 70. – *Elymus dentatus* (Hook. f.) Tzvelev subsp. *ugamicus* (Drobow) Tzvelev, 1973, Новости сист. высш. раст. 10: 21; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 112. – *Goulardia ugamica* (Drobow) Iconn., 1979, Определ. высш. раст. Бадахш.: 58.

Описан с Зап. Тянь-Шаня. Lectotypus (Цвелев, 1976: 113): “Distr. Tashkent, ad fl. Ugam, 1921, N 1313, Uranov” (TASH).

На территории Азиатской России встречается очень редко в Республике Алтай в высокогорьях по галечникам: *Алт.-Енис.* – Общ. распр.: очень широко в горах Средней Азии.

К этой подсекции предварительно относим *E. praeruptus* Tzvelev, который распространен на Зеравшанском, Туркестанском, Дарвазском и Алайском хребтах Гиссаро-Алая, где растет на сухих горных склонах и каменистых осыпях, обычно на высоте от 2000 м и выше. Морфологически *E. praeruptus* является промежуточным между *E. fedtschenkoii* и видами рода *Pseudoroegneria* (Nevski) Löve.

Subsect. *Pendulini* (Nevski) Tzvelev, 2008, Бот. журн. 93, 10: 1588; Цвелев, Проб., 2010, в Комаровские чтения 57: 30. – *Roegneria* ser. *Pendulinae* Nevski, 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2: 50. – Typus: *E. pendulinus* (Nevski) Tzvelev.

Колосья негустые с расставленными колосками, слегка наклоненные. Колосковые чешуи заостренные, ланцетовидные, голые. Нижние цветковые чешуи ланцетовидные, редко длиннореснитчатые или длиннощетинистые, ости всегда прямые. Форма верхних цветковых чешуй ладьевидная. Растения рыхлодерновинные.

E. pendulinus (Nevski) Tzvelev, 1968, в Раст. Центр. Азии 4: 218; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 117; Проб., 1985, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 1: 115; Хохр., 1985, Фл. Магад. обл.: 66; Пешкова, 1990, в Фл. Сиб. 2: 27; G. Zhu et S.L. Chen, 2006, in Fl. China 22: 428; Ломон., 2007, в Опред. раст. Респ. Тывы: 617; Цвелев, Проб., 2010, в Комаровские чтения 57: 30; Агафонов, 2012, в Опред. раст. Респуб. Алтай: 553; Липин, 2012, в Конспект фл. Азиат. России: 523. – *Roegneria pendulina* Nevski, 1934, во Фл. СССР 2: 616. – *Elymus vernicosus* (Nevski ex Grubov) Tzvelev, 1968, в Раст. Центр. Азии 4: 219; Цвелев, Проб., 2010, в Комаровские чтения 57: 31. – *Agropyron vernicosum* Nevski ex Grubov, 1955, Бот. мат. (Ленинград) 17: 6. – *Elymus brachypodioides* (Nevski) Peschkova, 1972, Степная фл. Байкал. Сиб.: 45; Грубов, 1982, Опред. сосуд. раст. Монголии: 50, табл. 15, 72; Цвелев, Проб., 2010, в Комаровские чтения 57: 31. – *Roegneria brachypodioides* Nevski, 1934, во Фл. СССР 2: 617. – *Agropyron brachypodioides* (Nevski) Serg. 1961, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 12, 1: 3128. – *Elymus pendulinus* subsp. *brachypodioides* (Nevski) Tzvelev, 1976, Злаки СССР: 117. – *Elymus pendulinus* var. *brachypodioides* (Nevski) Probat., 1984, Бот. журн. 69:251.

Описан с Амура. Lectotypus (Невский, 1936: 51, “typus”): Дальний Восток, “дер. Союзная (южн. теч. Амура), в лесу на склонах гор в тени, 18.06.1891, № 39, С. Коржинский” (LE!).

Растет в лесах, по опушкам, среди кустарников, в долинах рек и на галечниках: *Алт.-Енис.*, *Байк.*, *Амур.*, *Маньч.*, *Сах.* – Общ. распр.: Монголия, Маньчжурия, Восточная Азия.

Расщепление признаков в результате успешной межвидовой гибридизации на родительские и рекомбинантные фенотипы свидетельствует об отсутствии генетической изоляции между видами. По результатам данных скрещиваний можно утверждать, что на территории России генотипы разных видов представляют собой единый рекомбинационный генпул независимо от формальной видовой принадлежности. Это означает, что разделение комплекса *E. pendulinus* на несколько таксонов видового ранга (*E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*) совершенно не оправдано. Вместе с тем, целесообразно выделение ряда внутривидовых таксонов на основе не только четких морфологических признаков, но и с учетом генетического родства между совокупностями особей и локальных популяций.

Subsect. *Ciliares* (Nevski) Tzvelev, 2008, Бот. журн. 93, 10: 1588; Цвелев, Проб., 2010, в Комаровские чтения 57: 31. – *Roegneria* ser. *Ciliares* Nevski, 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2: 46. – *Typus*: *E. ciliaris* (Trin.) Tzvelev.

Колосья прямые или наклоненные. Колосковые чешуи округлые, эллиптические, по жилкам длинноволосистые или голые. Нижние цветковые чешуи ланцетовидные, густо реснитчатые по краям, на стадии созревания колосьев ости нижних цветковых чешуй отогнуты или загнуты вниз. Форма верхних цветковых чешуй округлая. Растения рыхлодерновинные, на первом году вегетации часто образуют розетки прикорневых листьев.

E. ciliaris (Trin.) Tzvelev, 1972, Новости сист. высш. раст. 9: 61; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 118; Проб., 1985, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 1: 117; G. Zhu et S.L. Chen, 2006, in Fl. China 22: 408; Цвелев, Проб., 2010, в Комаровские чтения 57: 31; Липин, 2012, в Конспект фл. Азиат. России: 522. — *Triticum ciliare* Trin., 1883, in Bunge, Enum. Pl. China Bor.: 72. – *Roegneria ciliaris* (Trin.) Nevski, 1933, Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1, 1: 14.

Описан из Сев. Китая. *Typus*: “In pratis prope Kantai, VI, N 14, Bunge” (LE!).

Встречается на сухих лугах, среди кустарников, на щебнистых осыпях, галечниках и у дорог: *Маньч.* – *Общ. распр.*: Восточная Азия.

E. ciliaris var. *amurensis* (Drobow) S.L. Chen, 1997, Novon 7: 228; G. Zhu et S.L. Chen, 2006, in Fl. China 22: 409. – *E. amurensis* (Drobow) Czer., 1981, Pl. Vasc. URSS: 348; Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 1: 118; Липин, 2012, в Конспект фл. Азиат. России: 522. — *Agropyron amurense* Drobow, 1914, Тр. Бот. муз. Акад. наук 12: 50. — *Roegneria amurensis* (Drobow) Nevski, 1934, Тр. Среднеаз. унив., сер. 8 в, 17: 606. – *E. ciliaris* subsp. *amurensis* (Drobow) Tzvelev, 1972, Новости сист. высш. раст. 9 : 61; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 118.

Описан с Амура. *Lectotypus* (Цвелев, 2012: 309): Дальний Восток, “дер. Союзная (южн. течение Амура), на освещенных известковых утесах, 19.06.1891, С. Коржинский” (LE!).

Встречается в дубняках, на лесных полянах, среди кустарников, на открытых щебнистых склонах: *Маньч.* – *Общ. распр.*: Сев.-Вост. Китай.

При таком построении системы рода преодолевается основное противоречие, закрепленное в новейшей обработке (Цвелев, 2008; Цвелев, Пробатова, 2010), так как секция *Goulardia* содержит виды с разной геномной конституцией.

Вывод по главе 6.

Целесообразным является выделить виды StY-геномной группы рода *Elymus*, распространенные на территории Азиатской России, в отдельную секцию *Gmelinia* Kobozeva et Agafonov с подразделением на подсекции на основании комплекса изученных признаков.

Выводы:

1. Результаты электрофоретического анализа запасных белков эндосперма и изучения вариабельности ISSR-маркеров подтвердили предположение о близком родстве *E. fedtschenkoii* и *E. nevskii*. Созданные гибриды F₁ между *E. fedtschenkoii* и *E. nevskii* из мест с общим произрастанием родительских биотипов показали высокую семенную фертильность. *E. praeruptus* оценивается, как наиболее отдаленный от двух предыдущих видов.

2. Наибольшим сходством по морфологическим признакам и компонентам белковых спектров у *E. gmelinii* обладали биотипы с близким географическим положением, но по мере возрастания дистанции число общих компонентов уменьшалось, а диапазон морфологической изменчивости расширялся. Данные подтверждают влияние фактора географической изоляции на протекание процессов микроэволюционной дифференциации. *E. gmelinii* по всем признакам хорошо отличается от других видов подсекции *Curvati*, которые в свою очередь имеют близкородственные взаимоотношения, и должен быть выделен из данной подсекции.

3. На основании выявленной изменчивости основных диагностических признаков, белковых и ISSR-маркеров у *E. pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus*, а также результатов анализа семенной фертильности полученных гибридов и характера наследования диагностических признаков, показано, что генотипы видов представляют собой единый рекомбинационный генпул. Данную группу видов следует рассматривать в качестве внутривидовых таксонов *E. pendulinus* s. l.

4. По результатам сравнительно-морфологического анализа образцов из разных точек ареала выявлено, что все ключевые признаки *E. ciliaris* и *E. amurensis* широко варьируют и встречаются в различных комбинациях. Ввиду отсутствия отчетливой видовой специфичности по морфологическим и биохимическим признакам предлагается рассматривать *E. amurensis* в ранге разновидности *E. ciliaris* var. *amurensis* (Drob.) C. L. Chen.

5. Высокая видоспецифичность полипептидных спектров запасных белков эндосперма *E. ciliaris* и *E. pendulinus* из Южного Приморья и абсолютная стерильность межвидовых гибридов F₁, свидетельствуют о низкой вероятности происхождения *E. amurensis* в результате межвидовой интрогрессии.

6. Показано, что виды рода *Elymus* с различной геномной конституцией имеют изменчивость формы ВЦЧ, причем определенные формы (округло-скошенная и округлая) присутствуют во всех трех геномных группах в пределах Азиатской части России. Отмечен внутривидовой полиморфизм формы ВЦЧ у каждого из видов, позволяющий оценивать геномную конституцию только в качестве ориентировочного критерия.

7. Группа StY-геномных видов рода *Elymus*, представлена на территории Азиатской России 5 видами и 1 разновидностью, выделенных в одну новую секцию *Gmelinia*, и относящихся к 4 подсекциям: *Gmelinia*, *Curvati*, *Pendulini*, *Ciliares*.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

НЦЧ – нижние цветковые чешуи

ВЦЧ – верхние цветковые чешуи

КЧ – колосковые чешуи

ЛП – листовые пластинки

в.п. ЛП – верхняя поверхность листовых пластинок

н.п. ЛП – нижняя поверхность листовых пластинок

ЧКО – членики колосковой оси

МОФ – морфологически отклоняющаяся форма

СФ – семенная фертильность

Cs – уровень половой (репродуктивной) совместимости биотипов

ОЭП – относительная электрофоретическая подвижность

SDS – додецил сульфат Na

Me – варианты обработки белковых экстрактов для SDS-электрофореза

[с добавлением 2-меркаптоэтанола (+Me) и без него (-Me)]

bp – шкала пар нуклеотидов (п.н.)

Респ. – Республика

фл. р. – флористический район

кр. – край

обл. – область

р-н – район

окр. – окрестности

пос. – поселок

ур. м. – уровень моря

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агафонов, А. В. Биосистематическое исследование *Elymus komarovii* (Poaceae) в сравнении с морфологически близкими таксонами *E. transbaicalensis* и *E. alaskanus* s. l. / А. В. Агафонов [и др.] // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : материалы 1 Междунар. науч.-практ. конф. – Барнаул, 2002. – С. 83-95.

Агафонов, А. В. Внутривидовая структура и репродуктивные отношения между *Elymus mutabilis* и *E. transbaicalensis* (Poaceae) в Южной Сибири с позиций таксономической генетики // Генетика. – 2004. – Т. 40, № 11. – С. 1490-1501.

Агафонов, А. В. Дифференциация рода *Elymus* L. (Triticeae: Poaceae) в Азиатской части России с позиций таксономической генетики [Электронный ресурс] // Сиб. ботан. Вестн. : электрон. журн. – 2007. – Т. 2, вып. 1. – С. 5-15. – URL: <http://journal.csbg.ru>.

Агафонов, А. В. Дифференциация StY-геномных видов рода *Elymus* (Poaceae) в Азиатской России по данным морфологии, изменчивости запасных белков эндосперма, гистона H1 и ДНК маркеров / А. В. Агафонов, Д. Е. Герус, Е. В. Кобозева // Проблемы изучения растительного покрова Сибири : материалы IV Междунар. конф. – Томск, 2010. – С. 7-9.

Агафонов, А. В. Индивидуальная изменчивость и репродуктивные свойства половых гибридов внутри комплекса *Elymus trachycaulus* (Poaceae: Triticeae) и близких таксонов. 1. Полиморфизм запасных белков эндосперма у биотипов Северной Америки и Евразии / А. В. Агафонов, Б. Р. Баум // Turczaninowia. – 2000. – Т. 3, вып. 1. – С. 63-75.

Агафонов, А. В. Исследование полиморфного комплекса *Elymus charkeviczii* Probat. s.l. (Triticeae: Poaceae) полуострова Камчатка с позиций биосистематики и таксономической генетики / А. В. Агафонов, Д. Е. Герус // Растит. мир Азиат. России. – 2008. – № 1. – С. 58-70.

Агафонов, А. В. Морфологическая изменчивость и полиморфизм белков эндосперма и гистона H1 у типичных и отклоняющихся природных форм *Elymus caninus* (L.) L. (Poaceae) / А. В. Агафонов, Е. В. Костина // Сиб. экол. журн. – 2003. – № 1. – С. 17-27.

Агафонов, А. В. Принцип рекомбинационных (РГП) и интрогрессивных (ИГП) генпулов в биосистематике рода Пырейник (*Elymus* L.) Северной Евразии // Сиб. экол. журн. – 1997. – Т. 4, № 1. – С. 81-89.

Агафонов, А. В. Самоопыление видов рода *Elymus* (Triticeae: Poaceae) и его отражение на полипептидных спектрах белков эндосперма / А. В. Агафонов, Д. Е.

Герус, О. В. Дорогина [Электронный ресурс] // Сиб. ботан. вестн. : электрон. журн. – 2008. – Т. 3, вып. 1/2. – С. 21-26. – URL: <http://journal.csbg.ru>.

Агафонов, А. В. SDS-электрофорез белков эндосперма у представителей рода пырейник (*Elymus* L.) с различной геномной структурой / А. В. Агафонов, О. В. Агафонова // Сиб. биол. журн. – 1992. – Вып. 3. – С. 7-12.

Алтухов, Ю. П. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость / Ю. П. Алтухов, Ю. Г. Рычков // Журн. общ. биологии. – 1970. – Т. 31, № 5. – С. 507-525.

Асбаганов, С. В. Полиморфизм ISSR-маркеров у *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides*, *E. vernicosus* (Triticeae: Poaceae) как один из критериев генетической дифференциации видов) / С. В. Асбаганов, Е. В. Кобозева // II (X) Междунар. бот. конф. молодых ученых : материалы конф. (Санкт-Петербург, 11-16 нояб. 2012 г.). - Санкт-Петербург, 2012. - С. 15.

Астауров, Б. Л. Изменчивость // Большая медицинская энциклопедия. – М., 1959. – Т. 11. – С. 87.

Безделев, А. Б. Жизненные формы семенных растений Дальнего Востока России / А. Б. Безделев, Т. А. Безделева ; Рос. акад. наук, Дальневост. отд-ние, Ботан. сад-ин-т. – Владивосток : Дальнаука, 2006. – 295 с.

Боронникова, С. В. Молекулярное маркирование и генетическая паспортизация ресурсных и редких видов растений с целью оптимизации сохранения их генофондов // Аграр. вестн. Урала. – 2009. – № 2. – С. 57-59.

Вавилов, Н. И. Изменчивость, закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избранные произведения. – Л., 1967а. – Т. 1. – С. 7-61.

Вавилов, Н. И. Линнеевский вид как система // Избранные произведения. – Л., 1967б. – Т. 1. – С. 62-87.

Ворошилов, В. Н. Флора Советского Дальнего Востока. Конспект с таблицами для определения видов. – М. : Наука, 1966. – 478 с.

Герус, Д. Е. Генетическое разнообразие в природных популяциях *Elymus fibrosus* (Triticeae: Poaceae) по запасным белкам эндосперма / Д. Е. Герус, А. В. Агафонов // Вавилов. журн. генетики и селекции. – 2011. – Т. 15, № 3. – С. 531–539.

Герус, Д. Е. Моделирование интрогрессивных процессов между *Elymus fibrosus* и *E. caninus* (Poaceae) и их регистрация с помощью одномерного SDS-электрофореза / Д. Е. Герус, А. В. Агафонов // Генетика. – 2006. – Т. 42, № 12. – С. 1405-1413.

Герус, Д. Е. Регистрация в природных популяциях и моделирование в эксперименте интрогрессивных процессов среди сибирских StH-геномных видов

рода *Elymus* (Triticeae: Poaceae) / Д. Е. Герус, А. В. Агафонов // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXII века : материалы Всерос. конф. (Петрозаводск, 22–27 сент. 2008 г.). – Петрозаводск, 2008. – Ч. 3. – С. 22-25.

Герус, Д. Е. Свидетельства межвидовой интрогрессии в смешанных популяциях *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis* (Triticeae: Poaceae) и некоторых морфологически близких видов Горного Алтая / Д. Е. Герус, А. В. Агафонов [Электронный ресурс] // Сиб. ботан. вестн. : электрон. журн. – 2007. – Т. 2, вып. 1. – С. 17-25. – URL: <http://journal.csbg.ru>.

Грант, В. Видообразование у растений / пер. с англ. Н.О. Фоминой ; под ред. А. Л. Тахтаджяна. – М. : Мир, 1984. – 528 с.

Грубов, В. И. Новые виды флоры Монголии // Ботанические материалы Гербария БИН РАН. – М. ; Л. 1955. – Т. 17. – С. 3-25.

Дарвин, Ч. Сочинения : в 9 т. Т. 3 : Происхождение видов путем естественного отбора / под ред. А. Д. Некрасова. – М. ; Л. : Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры, 1939. – 831 с.

Доброхотов, В. Н. Семена сорных растений / В. Н. Доброхотов, А. М. Малько, В. Ю. Кистанова. – М. : Моск. учеб., 2008. – 496 с.

Дробов, В. П. *Agropyron strigosum* (MB.) Voiss., его систематика и распространение в Сибири // Труды Ботанического музея Императорской академии наук. – Спб., 1914. – Вып. 12. – С. 40-61.

Завадский, К. М. Вид и видообразование / Акад. наук СССР, Ин-т истории естествознания и техники. – Л. : Наука, 1968. – 404 с.

Зайцев, Г. Н. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Акад. наук СССР, Гл. ботан. сад. – М. : Наука, 1973. – 256 с.

Иогансен, В. О наследовании в популяциях и чистых линиях / под ред. Н. И. Вавилова М. – М. ; Л. : Сельхозгиз, 1935. – 78 с.

Иогансен, В. Элементы точного учения об изменчивости и наследственности с основами вариационной статистики. – М. ; Л. : Сельхозгиз, 1933. – 410 с.

Кадырова, Г. Д. Анализ геномного разнообразия образцов и сортов гречихи посевной и татарской ISSR-методом / Г. Д. Кадырова, Ф. З. Кадырова, Е. В. Мартиросян, Н. Н. Рыжова // С.-х. биология. – 2010. – № 5. – С. 42-48.

Кафедра генетики МСХА [Электронный ресурс] // Москва / Кафедра генетики Московской сельскохозяйственной академии – 2002. – URL: <http://www.genetics.timacad.ru/index.htm>.

Кобозева, Е. В. Взаимоотношения между центрально-азиатскими видами *Elymus fedtschenkoi*, *E. nevskii* и *E. praeruptus* (Triticeae: Poaceae), выявляемые на

основании межвидовой гибридизации, изменчивости запасных белков эндосперма и молекулярных ISSR маркеров / Е. В. Кобозева, А. В. Агафонов, В. Salomon // Растительный мир Северной Азии: проблемы изучения и сохранения биоразнообразия : материалы Всерос. конф. (Новосибирск, 1–3 окт. 2013 г.). – Новосибирск. 2013. – С. 66-68.

Кобозева, Е. В. Взаимосвязь формы верхних цветковых чешуй и геномной конституции у видов рода *Elymus* L. (Triticeae: Poaceae) и их применение для целей таксономии // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : материалы XI Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 28-31 авг. 2012 г.). – Барнаул, 2012. – С. 105-109.

Кобозева, Е. В. Видовая специфичность и дифференциация представителей StY-геномной группы видов рода *Elymus* L. Азиатской России, выявляемые методами стерео- и электронной микроскопии / Е. В. Кобозева, Д. Е. Никонова (Герус), С. В. Асбаганов // Ботаническое образование в России: прошлое, настоящее, будущее : материалы I научно-практ. конф. (Новосибирск, 13-15 мая 2013 г.). - Новосибирск, 2013. - С. 43-45.

Кобозева, Е. В. Внутривидовой полиморфизм по морфологическим признакам и спектрам белков эндосперма StY-геномного вида *Elymus gmelinii* (Triticeae: Poaceae) / Е. В. Кобозева, Д. Е. Герус, А. В. Агафонов // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : материалы X Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 24-27 окт. 2011 г.). – Барнаул, 2011а. – С. 57-59.

Кобозева, Е. В. Изменчивость и таксономические взаимоотношения между StY-геномными видами *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* (Triticeae: Poaceae) / Е. В. Кобозева, С. В. Овчинникова, А. В. Агафонов // Растит. мир Азиат. России (Вестн. Центр. сиб. Ботан. сада Сиб. отд-ния Рос. акад. наук). – 2012. – № 2. – С. 87-93.

Кобозева, Е. В. Изменчивость и филогенетические отношения между *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* и *E. vernicosus* (Triticeae: Poaceae), выявляемые методами биосистематики / Е. В. Кобозева, А. В. Агафонов // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока : материалы V Всерос. конф. с междунар. участием (Красноярск, 23–26 мая 2011 г.). – Красноярск, 2011б. – Т. 1. – С. 216-222.

Кобозева, Е. В. Номенклатура, морфологическая дифференциация и электрофоретическая изменчивость по белкам эндосперма у центрально-азиатских видов *Elymus fedtschenkoi*, *E. nevskii* и *E. praeruptus* (Triticeae: Poaceae) / Е. В. Кобозева, В. Salomon, А. В. Агафонов // Растительный мир и его охрана : материалы междунар. научн. конф. (Алматы, Казахстан, 5–7 сент. 2012 г.). –

Алматы, 2012. – С. 374–377.

Кобозева, Е. В. Существует ли вероятность интрогрессивных процессов между StY геномными видами *Elymus ciliaris* и *E. pendulinus* (Poaceae) в природных популяциях? / Е. В. Кобозева, А. В. Агафонов // Проблемы сохранения растительного мира Северной Азии и его генофонда : материалы Всерос. конф., посвящ. 65-летию ЦСБС СО РАН и 100-летию со дня рожд. проф. К.А. Соболевской и А.В. Куминовой (Новосибирск, 23–25 авг. 2011 г.). – Новосибирск, 2011б. – С. 88-91.

Кобозева, Е. В. Таксономические взаимоотношения между StY геномными видами *Elymus ciliaris* и *E. amurensis* (Poaceae), выявляемые на основе морфологических и биохимических признаков // Перспективы развития и проблемы современной ботаники : материалы II Всерос. молодеж. науч.-практ. конф. (Новосибирск, 5–8 окт. 2010 г.). – Новосибирск, 2010. – С. 128-129.

Кобозева, Е. В. Таксономические взаимоотношения между StY геномными видами *Elymus ciliaris* и *E. amurensis* (Poaceae) / Е. В. Кобозева, Д. Е. Герус, С. В. Овчинникова, А. В. Агафонов // Turczaninowia. – 2011. – Т. 14, вып. 3. – С. 35-44.

Кожевников Ю. П. Популяционно-генетическая изменчивость видов и ее отражение в систематике растений // Бот. журн. – 1987. Т. 72, № 7. – С. 874-886.

Корочкин, Л. И. Генетика изоферментов / Л. И. Корочкин [и др.] ; Акад. наук СССР, Сиб. отд-ние, Ин-т генетики. – М. : Наука, 1977. – 278 с.

Костина, Е. В. Изменчивость запасных белков и гистона H1 у *Elytrigia repens* по данным электрофореза / Е. В. Костина, А. В. Агафонов // Ботан. журн. – 2002. – Т. 87, № 3. – С. 106-115.

Крылов, П. Н. *Agropyrum Gaerth.* – пырей // Флора Алтая и Томской Губернии. – Томск, 1914. – Т. 7. – С. 1689-1700.

Лобашев, М. Е. Генетика : учеб. пособие. – 2 изд. – Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1967. – 751 с.

Малышев, Л. И. Систематика растений в прошлом и перспективы развития // Изв. Сиб. отд-ния Акад. наук СССР. Сер. биол. наук. – 1989. – Вып. 3. – С. 76-81.

Малышев, Л. И. Таксономические и хорологические исследования по программе "Флора Сибири" (1981-1995) // Ботан. журн. – 1987. – Т. 72, № 6. – С. 854-858.

Матвеева, Т. В. Молекулярные маркеры для видоидентификации и филогенетики растений / Т. В. Матвеева [и др.] // Экол. генетика. – 2011. – Т. 9, № 1. – С. 32-43.

Наумов, Н. П. Биологические макросистемы // Природа. – 1963. – № 5. – С. 10-12.

•
 Невский, С. А. Агростологические этюды. IV. О системе трибы *Hordeae* Benth. // Труды / Ботан. ин-т Акад. наук СССР. Сер. 1. Флора и систематика высших растений. – Л., 1933. – Вып. 1. – С. 9-32.

Невский, С. А. К систематике рода *Agropyrum* Gaertn. // Изв. Ботан. сада Акад. наук СССР. – 1932. – Т. 30, вып. 5/6. – С. 607-635. Невский, С. А. Перечень злаков из триб *Loliedae*, *Nardeae*, *Leptureae* и *Hordeae* флоры СССР // Труды / Ботан. ин-т Акад. наук СССР. Сер. 1. Флора и систематика высших растений. – Л., 1936. – Вып. 2. – С. 33-90.

Невский, С. А. Ячmeneвые – *Hordeae* Benth. // Флора СССР. – Л., 1934. – Т. 2. – С. 590-728.

Пешкова, Г. А. О некоторых сибирских видах рода *Elymus* L. (Poaceae) // Новости систематики высших растений. – Л., 1985. – Т. 22. – С. 39-43.

Критерий χ^2 («хи-квадрат») К. Пирсона [Электронный ресурс] // Москва / Кафедра генетики Московской сельскохозяйственной академии – 2002. – URL: <http://www.genetics.timacad.ru/X.htm>.

Пешкова, Г. А. *Elymus* L. – пырейник // Флора Сибири. – Новосибирск, 1990. – Т. 2. – С. 17-32.

Пешкова, Г. А. *Elymus* L. – пырейник // Флора Центральной Сибири. – Новосибирск, 1979. – Т. 1. – С. 130-135.

Пробатова, Н. С. Заметки о злаках флоры Дальнего Востока. 2. О малоизвестном виде мятлика *Poa almasovii* Golub // Новости систематики высших растений. – Л., 1974. – Т. 11. – С. 63-65.

Пробатова, Н. С. Конспект хромосомных чисел Poaceae советского Дальнего Востока. Ч. 1: Трибы *Oryzae*, *Brachypodiae*, *Triticeae* / Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская // Ботан. журн. – 1982. – Т. 67, № 1. – С. 62-70.

Пробатова, Н. С. Мятликовые, или злаки – *Poaceae* Varnh. (*Gramineae* Juss.) // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. – Л., 1985. – Т. 1. – С. 89-382.

Работнов, Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды / Ботан. ин-т Акад. наук СССР. Сер. 3. Геоботаника. – Л., 1950. – Вып. 6. – С. 7-204.

Розанова, М. А. Экспериментальные основы систематики растений. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1946. – 266 с.

Розов, С. М. Различия в хромосомной локализации генов, кодирующих фракции гистона H1 гороха / С. М. Розов, В. С. Богданова, В. А. Бердников // Генетика. – 1986. – Т. 22. – С. 2159-2166.

Савчкова, Е. Р. Дифференциация StNY-геномного комплекса видов, близких к *Elymus dahuricus* Turcz. ex Griseb. (*Triticeae*: Poaceae), выявляемая с помощью

SDS-электрофореза запасных белков семян и ALFP-анализа / Е. Р. Савчкова, Л. Г. Бэйли, Б. Р. Баум, А. В. Агафонов // Сиб. экол. журн. – 2003. – № 1. – С. 33-42.

Серебрякова, Т. И. Морфогенез растений и жизненных форм злаков. – М. : Наука, 1971. – 360 с.

Созинов А. А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции / отв. ред. Л.И. Корочин ; Акад. наук СССР, Ин-т общ. генетики им. Н. И. Вавилова. – М. : Наука, 1985. – 271 с.

Соколовская, А. П. Хромосомные числа злаков Сахалина и Курильских островов / А. П. Соколовская, Н. С. Пробатова // Ботан. журн. – 1976. – Т. 61, № 3. – С. 384-393.

Тахтаджян, А. Л. Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее // Ботан. журн. – 1970. – Т. 55, № 3. – С. 331-345.

Тахтаджян, А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных / Акад. наук СССР, Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова. – М. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1964. – 236 с.

Тахтаджян, А. Л. Растения в системе организмов // Жизнь растений. – М., 1974. – Т. 1. – С. 49-57.

Тимофеев-Ресовский, Н. В. Краткий очерк теории эволюции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов, А. В. Яблоков / Акад. наук СССР, Отд-ние общ. биологии. – М. : Наука, 1969. – 407с.

Тимофеев-Ресовский, Н. В. Очерк учения о популяции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков, Н. В. Глотов ; Акад. наук СССР, Ин-т биологии развития. – М. : Наука, 1973. – 277 с.

Филипченко, Ю. А. Изменчивость и методы её изучения. – 2 изд. – Л. : Гос. изд-во, 1926. – 275 с.

Харкевич, С. С. Флористические районы Советского Дальнего Востока // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. – Л., 1985. – Т. 1. – С. 20-22.

Хлесткина, Е. К. Молекулярные методы анализа структурно-функциональной организации генов и геномов высших растений // Вавил. журн. генетики и селекции. – 2011. – Т. 15, № 4. – С 757-768.

Холден, Дж. Факторы эволюции : пер. с англ. – М. ; Л. : Гос. изд-во биол. и мед. лит., 1935. – 118 с.

Цвелев, Н. Н. Злаки СССР / отв. ред. А. А. Федоров. – Л. : Наука, 1976. – 788 с.

Цвелев, Н. Н. Новые таксоны злаков (Poaceae) флоры СССР // Новости систематики высших растений. – Л., 1972б. – Т. 9. – С. 55-63.

Цвелев, Н. Н. О геномном критерии родов у высших растений // Ботан. журн. – 1991. – Т. 76, № 5. – С. 669-676.

Цвелев, Н. Н. О значении гибридизационных процессов в эволюции злаков (Poaceae) // История флоры и растительности Евразии. – Л., 1972а. – С. 5-16.

Цвелев, Н. Н. О роде *Elymus* L. (Poaceae) в России // Ботан. журн. – 2008. – Т. 93, № 10. – С. 1587-1596.

Цвелев, Н. Н. Обзор видов трибы *Triticeae* Dum. семейства злаков (Poaceae) во флоре СССР // Новости систематики высших растений. – Л., 1973. – Т. 10. – С. 19-59.

Цвелев, Н. Н. Роды *Elymus* L., *Elytrigia* Desv., *Agropyron* Gaertn., *Psathyrostachys* Nevski и *Leymus* Hochst. (Poaceae: *Triticeae*) во флоре России / Н. Н. Цвелев, Н. С. Пробатова // Комаровские чтения. – Владивосток, 2010. – Вып. 57. – С. 5-102.

Цвелев, Н. Н. Сем. Poaceae (Graminea) // Каталог типовых образцов сосудистых растений Сибири и российского Дальнего Востока, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE). – М. ; СПб, 2012. – Ч. 1. – С. 69-315.

Цвелев, Н. Н. Система злаков (Poaceae) и их эволюция. – Л. : Наука, 1987. – 75 с. – (Комаровские чтения ; т. 37).

Цвелев, Н. Н. *Elymus* L. // Растения Центральной Азии. – Л., 1968. – Вып. 4. – С. 210-223.

Цвелев, Н. Н. *Elymus* L. // Список растений Гербария флоры СССР. – Л., 1970. – Вып. 1. – С. 28-30.

Цвелев, Н. Н. *Roegneria* C. Koch – регнерия, пырей бескорневищный // Арктическая флора СССР. – М. ; Л., 1964. – Вып. 2. – С. 230-247.

Черепанов, С. К. Сосудистые растения СССР / отв. ред. Ан. А. Федоров ; Акад. наук СССР, Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова. – Л. : Наука, 1981. – 509 с.

Четвериков, С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биологии. Сер. А. – 1926. – Т. 2, № 1. – С. 3-54.

Шмальгаузен, И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1942. – 211 с.

Agafonov, A. V. Differentiation in the *Elymus dahuricus* complex (Poaceae): evidence from grain proteins, DNA, and crossability / A. V. Agafonov, B. R. Baum, L. G. Bailey, O. V. Agafonova // Hereditas. – 2001. – Vol. 135, № 2/3. – P. 277-289.

Agafonov, A. V. Gene pools among SH genome *Elymus* species in boreal Eurasia / A. V. Agafonov, B. Salomon // Triticeae IV : proc. the 4th Intern. Triticeae symp. (Córdoba, Spain, Sept. 10-12, 2001). – Sevilla, 2002. – P. 37-41.

Agafonov, A. V. Variation of endosperm proteins in the complex of *Elymus*

trachycaulus (Link) Gould ex Shinnars / A. V. Agafonov, B. R. Baum // Triticeae III : proc. of 3rd Intern. Triticeae symp. (Aleppo, Syria, May 4-8, 1997). – Enfield, 1998. – P. 273-282.

Barkworth, M. E. *Elymus* L. / M. E. Barkworth, J. J. N. Campbell, B. Salomon // Flora of North America. – New York ; Oxford, 2007. – Vol. 24. – P. 288-343.

Barkworth, M. E. Taxonomy of the *Triticeae*: a historical perspective // Hereditas. – 1992. – Vol. 116, suppl. 1. – P. 1-14.

Baum B.R. A taxonomic revision of the genus *Campeiostrachys* Drobov / B. R. Baum, J. L. Yang, C. Yen, A. V. Agafonov // J. of Systematics a. Evolution. –2011. – Vol. 49, № 2. – P. 146-159.

Baum, B. R. Loss of 5S rDNA units in the evolution of *Agropyron*, *Pseudoroegneria*, and *Douglasdeweya* / B. R. Baum, T. Edwards, D. A. Johnson // Genome. – 2008. – Vol. 51, № 8. – P. 589-598.

Baum, B. R. Molecular diversity of the 5S rDNA units in the *Elymus dahuricus* complex (*Poaceae: Triticeae*) supports the genomic constitution of St, Y, and H haplotypes / B. R. Baum, G. L. Bailey, D. A. Johnson, A. V. Agafonov // Canad. J. of Botany. – 2003. – Vol. 81, № 11. – P. 1091-1103.

Baum, B. R. *Roegneria*: its generic limits and justification for recognition / B. R. Baum, C. Yen, J. L. Yang // Canad. J. of Botany. – 1991. – Vol. 69, № 2. – P. 282-294.

Baum, B. R. The genus *Elymus* in Canada – Bowden's genetic concept and key reappraised and reelectotypification of *E. canadensis* // Canad. J. of Botany. – 1979. – Vol. 57, № 8. – P. 946-951.

Bor, N. L. The grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan. – New York : Pergamon Press, 1960. – 767 p.

Bornet, B. Nonanchored inter simple sequence repeat (ISSR) markers: reproducible and specific tools for genome fingerprinting / B. Bornet, M. Branchard // Plant Molecular Biology Reporter. – 2001. – Vol. 19, № 3. – P. 209-215.

Bothmer, R. v. Distribution, habitat and status for perennial Triticeae species in Japan / R. Von Bothmer, B. Salomon, T. Enomoto, O. Watanabe // Bot. Jb. für Systematik, Pflanzengeschichte u. Pflanzengeographie. – 2005. – Bd. 126, № 3. – S. 317-346.

Botstein, D. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms / D. Botstein, R. L. White, M. Scolnick, R. W. Davis // Amer. J. of Human Genetics. – 1980. – Vol. 32, № 3. – P. 314-331.

Bowden, W. M. Cytotaxonomy of species and intergenetic hybrids of the genus *Agropyron* in Canada and neighboring areas // Canad. J. of Botany. – 1965. – Vol. 43, № 11. – P. 1421-1448.

-
- Cai, L. B. A phylogenetic analysis of *Roegneria* (Poaceae) / L. B. Cai, Y. J. Wang // Bull. of Bot. Research (Harbin). – 2001. – Vol. 21, № 4. – P. 554-560.
- Cai, L. B. A taxonomical study on the genus *Roegneria* K. Koch from China // Acta Phytotaxonomica Sinica. – 1997. – Vol. 35. – P. 148-177.
- Cai, L. B. New taxa of the genus *Roegneria* (Poaceae) from west China. Acta Phytotaxonomica Sinica. – 1996a. – Vol. 34, № 3. – P. 327-335.
- Cai, L. B. Three new species of Gramineae from China // Guihaia. – 1996b. – Vol. 16, № 3. – P. 199-202.
- Cai, L. B. Two new species of *Roegneria* K. Koch from Qinghai // Bull. of Bot. Research (Harbin). – 1994. – Vol. 14. – P. 338-342.
- Camp, W. H. The structure and origin of species / W. H. Camp, C. L. Gilly // Brittonia. – 1943. – Vol. 4, № 3. – P. 323-385.
- Chen, S. L. A new subspecies and new combinations in Chinese Triticeae (Poaceae) // Novon. – 1997. – Vol. 7, № 3. – P. 227-230.
- Chen, S. L. *Elymus* L. / S. L. Chen, G. H. Zhu // Flora of China (Poaceae). – Beijing ; St. Louis, 2006. – Vol. 22. – P. 400-429.
- Chen, S. Molecular phylogeny of hexaploid species with St, H, Y genome in Triticeae / S. Chen [et al.] // 7 International Triticeae Symposium (Chengdu, China, June 9–13, 2013) : book of abstr. – [S.l.], 2013. – P. 52.
- Clayton, W. D. Genera Graminum. Grasses of the world / W. D. Clayton, S. A. Renvoize. – Kew, 1986. – 389 p.
- Crane, C. F. Mechanisms of apomixis in *Elymus rectisetus* from eastern Australia and New Zealand / C. F. Crane, J. G. Carma // Amer. J. of Botany. – 1987. – Vol. 74, № 4. – P. 477-496.
- Dewey, D. R. Cytogenetics of *Elymus sibiricus* and its hybrids with *Agropyron tauri*, *Elymus canadensis* and *Agropyron caninum* // Bot. Gaz. – 1974. – Vol. 135, № 1. – P. 80-87.
- Dewey, D. R. Genome relations among *Elymus canadensis*, *Elymus triticoides*, *Elymus dasystachys* and *Agropyron smithii* // Amer. J. of Botany. – 1970. – Vol. 57, № 7. – P. 861-866.
- Dewey, D. R. Genomic and phylogenetic relationships among North American perennial Triticeae // Grasses and grasslands. – Norman, 1982. – P. 51-88.
- Dewey D. R. Historical and current taxonomic perspectives of *Agropyron*, *Elymus* and related genera // Crop Science. – 1983. – Vol. 23, № 4. – P. 637-642.
- Dewey, D. R. Synthetic *Agropyron*–*Elymus* hybrids. III. *Elymus canadensis* x *Agropyron caninum*, *A. trachycaulum* and *A. striatum* // Amer. J. of Botany. – 1968. – Vol. 55, № 10. – P. 1133-1139.

Dewey, D. R. Synthetic hybrids of *Agropyron scribneri* x *Elymus juncea* // Bull. of Torrey Club. – 1967. – Vol. 94. – P. 388-395.

Dewey, D. R. Synthetic hybrids of *Hordeum bogdanii* with *Elymus canadensis* and *Sitanion hystrix* // Amer. J. of Botany. – 1971. – Vol. 58, № 10. – P. 902-908.

Dewey, D. R. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial *Triticeae* // Gene manipulation in plant improvement. – New York, 1984. – P. 209-279.

Diaz, O. Levels and distribution of allozyme and RAPD variation in populations of *Elymus fibrosus* (Schrenk) Tzvel. (*Poaceae*) / O. Diaz, B. Salomon, R. Von Bothmer // Genet. Resources a. Crop Evolution. – 2000. – Vol. 47, № 1. – P. 11-24.

Drobov, V. Gramineae novae turkestanicae. 1. // Feddes Repertorium. – 1925. – Vol. 21, № 1/7. – P. 37-46.

Dubcovsky, J. Genome analysis of South American *Elymus* (*Triticeae*) and *Leymus* (*Triticeae*) species based on variation in repeated nucleotide sequences / J. Dubcovsky, A. R. Schlatter, M. Echaide // Genome. – 1997. – Vol. 40, № 4. – P. 505-520.

Dubcovsky, J. Variation in the restriction fragments of 18S–26S rRNA loci in South American *Elymus* (*Triticeae*) / J. Dubcovsky, S. M. Lewis, E. H. Hopp // Genome. – 1992. – Vol. 35, № 5. – P. 881-885.

Fan, J.-L. Effects of acetazolamide on cerebrovascular function and breathing stability at 5050 m / J.-L. Fan [et al.] // J. of Physiology. – 2012. – Vol. 590, № 5. – P.1213-1225.

Faruji, A. E. Biodiversity of diploid *Triticum* species in Iran assessed using IRAP, REMAP & ISSR markers / A. E. Faruji [et al.] // 7 International *Triticeae* Symposium (Chengdu, China, June 9–13, 2013) : book of abstr. – [S.l.], 2013. – P. 21.

Fisher, R. The genetical theory of natural selection. – Oxford : Oxford Univ. Press, 1930. – 308 p.

Gerus, D.E. Introgression between *Elymus caninus* and *E. fibrosus* as revealed by morphology and one-dimensional SDS-electrophoresis / D. E. Gerus, A. V. Agafonov // Czech J. of Genetics a. Plant Breeding. – 2005. – Vol. 41, sp. iss. P. 74-78.

Grisebach, A. H. R. Graminea // Flora Rossica. – Stuttgartiae, 1853. – Vol. 4. – P. 324-334.

Gupta, M. Amplification of DNA markers from evolutionarily diverse genomes using single primers of simple sequence repeats / M. Gupta, Y. S. Chyi, J. Romero-Severson, J. L. Owen // Theoret. a. Appl. Genetics. – 1994. – Vol. 89, № 7/8. – P. 998-1006.

Hitchcock, A. Manual of the Grasses of the United States. – Washington : G. P. O., 1935. – 439 p. – (USDA Miscellaneous Publication ; 200).

Hu, Q. Phylogenetic analysis revealed reticulate evolution of allotetraploid *Elymus ciliaris* / Q. Hu, C. Yan, G. Sun // Molecular Phylogenetics a. Evolution. – 2013. – Vol. 69, № 3. – P. 805-813.

Hubby, J. L. Protein differences in *Drosophila*. IV. A study of sibling species / J. L. Hubby, L. H. Throckmorton // Amer. Naturalist. – 1968. – Vol. 102, № 925. – P. 193-205.

Jaaska, V. Enzyme variability and phylogenetic relationships in the grass genera *Agropyron* Gaerth. and *Elymus* L. II. The genus *Elymus* L. // Eesti NSV Teaduste Akad. Biol. – 1974. – T. 23. – P. 3-18.

Jaccoud, D. Diversity arrays: a solid state technology for sequence information independent genotyping / D. Jaccoud, K. Peng, D. Feinstein, A. Kilian // Nucleic Acids Research. – 2001. – V. 29, № 4. – P. e25.

Jeffreys, A. J. Hypervariable “minisatellite” regions in human DNA / A. J. Jeffreys, V. Wilson, S. L. Thein // Nature. – 1985. – Vol. 314, № 6006. – P. 67-73.

Jensen, K. B. An overview: Systematic relationships of *Elymus* and *Roegneria* / K. B. Jensen, S.-L. Chen // Hereditas. – 1992. – Vol. 116, suppl. – P. 127-132.

Jensen, K. B. Cytogenetics of *Elymus magellanicus* and its intra- and intergeneric hybrids with *Pseudoroegneria spicata*, *Hordeum violaceum*, *E. trachycaulus*, *E. lanceolatus*, and *E. glaucus* (Poaceae: Triticeae) // Genome. – 1993. – Vol. 36, № 1. – P. 72-76.

Jensen, K. B. Genome analysis of Eurasian *Elymus thoroldianus*, *E. melantherus*, and *E. kokonoricus* (Triticeae: Poaceae) // Intern. J. of Plant Science. – 1996. – Vol. 157, № 1. – P. 136-141.

Jensen, K. B. Genome analysis, morphology, and taxonomy of *Elymus gmelinii* and *E. strictus* / K. B. Jensen, S. L. Hatch // Bot. Gaz. – 1989. – Vol. 150, № 1. – P. 84-92.

Jensen, K. B. Mode of pollination of perennial species of the *Triticeae* in relation to genomically defined genera / K. B. Jensen, Y. F. Zhang, D. R. Dewey // Canad. J. of Plant Science. – 1990. – Vol. 70, № 1. – P. 215-225.

Kalendar, R. IRAP and REMAP for retrotransposon-based genotyping and fingerprinting / R. Kalendar, A. H. Schulman // Nature Protocols. – 2006. – Vol. 1, № 5. – P. 2478-2484.

Kalendar, R. T. G. IRAP and REMAR: two new retrotransposon-based DNA fingerprinting techniques / R. T. G. Kalendar [et al.] // Theoret. a. Appl. Genetics. – 1999. – Vol. 98, № 5. – P. 704-711.

Keng, Y. L. A revision of the genus *Roegneria* C. Koch in China / Y. L. Keng, S. L. Chen // Nanjing Univ. Acad. Rep. – 1963. – № 1. – P. 15-92.

Keng, Y. L. Tribe Hordeae // Flora illustralis plantarum primarum sinicarum

(Garmineae). – Beijing, 1959. – P. 340-451.

Kobozeva, E. V. Morphological differentiation, endosperm protein variability, and ISSR marker variation in the Central Asian *Elymus fedtschenkoi*, *E. nevskii* and *E. praeruptus* (Poaceae) / E. V. Kobozeva, A.V. Agafonov, B. Salomon // 7 International *Triticeae* Symposium (Chengdu, China, June 9–13, 2013) : book of abstr. – [S.l.], 2013. – P. 53.

Kobozeva, E. V. Relationships among the StY-genome species *Elymus pendulinus*, *E. brachypodioides* and *E. vernicosus* (Poaceae) evaluated by morphology, crossing ability and ISSR markers / E. V. Kobozeva, S. V. Asbaganov, A. V. Agafonov // 7 International *Triticeae* Symposium (Chengdu, China, June 9–13, 2013) : book of abstr. – [S.l.], 2013. – P. 58.

Konieczny, A. A procedure for mapping *Arabidopsis* mutations using co-dominant ecotype-specific PCR-based markers / A. Konieczny, F. M. Ausubel // Plant J. – 1993. – Vol. 4, № 2. – P. 403-410.

Kostina, E. V. Electrophoretic properties and variability of endosperm proteins of *Elymus caninus* (L.) L. / E. V. Kostina, A. V. Agafonov, B. Salomon // *Triticeae* III : proc. of 3rd Intern. *Triticeae* symp. (Aleppo, Syria, May 4-8, 1997). – Enfield, 1998. – P. 265-272.

Löve, A. Conspectus of the *Triticeae* // Feddes Repertorium. – 1984. – Vol. 95. – P. 425-521.

Löve, A. Genetic evolution of the wheat grasses // New Zealand J. of Botany. – 1982. – Vol. 20, № 2. – P. 169-186.

Laemmli, U. K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // Nature. – 1970. – Vol. 227, № 5259. – P. 680-685.

Lee, M. F. Effect of environment on wheat gliadin / M. F. Lee, J. A. Ronalds // Nature. – 1967. – Vol. 213, № 5078. – P. 844-846.

Li, Y.-X. Comparison of genetic diversity of twelve *Elymus* species using ISSR and SSR markers / Y.-X. Li [et al.] [Электронный ресурс] // Scientia Agricultura Sinica. – 2005. – URL: http://en.cnki.com.cn/Article_en/CJFDTOTAL-ZNYK200508002.htm.

Liao, J. Q. Molecular phylogeny of RNA polymerase II gene reveals the relationships of tetraploid species with St genome (*Triticeae*: Poaceae) / J. Q. Liao [et al.] // Biochem. Systematics a. Ecology. – 2011. – Vol. 39, № 4/6. – P. 609-618.

Linnaeus, C. Species Plantarum. Vol. 1/2. – Holmiae : Impensis Laurentii Salvii – 1753. – 1200 p.

Liu, C. W. The genome constitution of *Elymus fedtschenkoi* / C. W. Liu, D. R. Dewey // Acta Genetica Sinica. – 1983. – Vol. 10, № 1. – P. 20-27.

Liu, Q. Phylogenetic relationships in *Elymus* (Poaceae: *Triticeae*) based on nuclear

ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast trnL–F sequences / Q. Liu [et al.] // *New Phytologist*. – 2006. – Vol. 170, № 2. – P. 411-420.

Lu, B.-R. Cytogenetic studies of progeny from the intergeneric crosses *Elymus* x *Hordeum* and *Elymus* x *Secale* / B.-R. Lu, B. Salomon, R. Von Bothmer // *Genome*. – 1990. – Vol. 33, № 3. – P. 425-432.

Lu, B.-R. Cytogenetic studies of the intergeneric hybrids between *Secale cereale* and *Elymus caninus*, *E. brevipes*, and *E. tsukushiensis* (*Triticeae: Poaceae*) / B.-R. Lu, R. Von Bothmer // *Theoret. a. Appl. Genetics*. – 1991. – Vol. 81, № 4. – P. 524-532.

Lu, B.-R. Cytological studied of dihaploid and hybrid from intergeneric cross *Elymus shandongensis* x *Triticum aestivum* / B.-R. Lu, R. Von Bothmer // *Hereditas*. – 1989. – Vol. 111, № 3. – P. 231-238.

Lu, B.-R. Differentiation of the SY genomes in Asiatic *Elymus* / B.-R. Lu, B. Salomon // *Hereditas*. – 1992. – Vol. 116, № 1/2. – P. 121-126.

Lu, B.-R. Intergeneric hybridization between *Hordeum* and Asiatic *Elymus*/ B.-R. Lu, R. Von Bothmer // *Hereditas*. – 1990. – Vol. 112, № 2. – P. 109-116.

Lu, B.-R. Interspecific hybridization with *Elymus confusus* and *E. dolichaterus*, and their genomic relationships (*Poaceae: Triticeae*) / B.-R. Lu, B. Salomon, R. Von Bothmer // *Plant Systematics a. Evolution*. – 1995. – Vol. 197, № 1. – P. 1-17.

Lu, B.-R. Meiotic analysis of *Elymus caucasicus*, *E. longearistatus*, and their interspecific hybrids with twenty-three *Elymus* species: *Triticeae* (*Poaceae*) / B.-R. Lu, R. Von Bothmer // *Plant Systematics a. Evolution*. – 1993. – Vol. 185, № 1. – P. 35-53.

Lu, B.-R. Production and cytogenetic analysis of the intergeneric hybrids between nine *Elymus* species and common wheat (*Triticum aestivum* L.) / B.-R. Lu, R. Von Bothmer // *Euphytica*. – 1991. – Vol. 58, № 1. – P. 81-95.

Lu, B.-R. The genus *Elymus* in Asia. Taxonomy and biosystematics with special reference to genomic relationships // *Proceedings of 2nd International Triticeae Symposium* (Logan, USA, June 20-24, 1994). – Logan, 1994. – P. 219-233.

Lu, B.-R. The possible origin of the “StY”-genome *Elymus*: a new mechanism of allopolyploidy in plants / B.-R. Lu, Q. Liu // *Czech J. of Genetics a. Plant Breeding*. – 2005. – Vol. 41, sp. iss. – P. 58.

Luo, X. Phylogeny and maternal donor of *Kengyilia* species (*Poaceae: Triticeae*) based on three cpDNA (matK, rbcL and trnH-psbA) sequences / X. Luo [et al.] // *Biochem. Systematics a. Ecology*. – 2012. – Vol. 44, № 1. – P. 61-69.

Ma, X. Assessing genetic diversity of *Elymus sibiricus* (*Poaceae:Triticeae*) populations from Qinghai-Tibet Plateau by ISSR markers / X. Ma [et al.] // *Biochem. Systematics a. Ecology*. – 2008. – Vol. 36, № 7. – P. 514-522.

Ma, X. Assessment of worldwide genetic diversity of Siberian wild rye (*Elymus*

sibiricus L.) germplasm based on gliadin analysis / X. Ma [et al.] // *Molecules*. – 2012. – Vol. 17, № 4. – P. 4424–4434.

Mason-Gamer, R. J. Phylogenetic analysis of North American *Elymus* and the monogenomic Triticeae (Poaceae) using three chloroplast DNA data sets / R. J. Mason-Gamer, N. L. Orme, C. M. Anderson // *Genome*. – 2002. – Vol. 45, № 6. – P. 991-1002.

Mason-Gamer, R. J. Reticulate evolutionary history of a complex group of grasses: phylogeny of *Elymus* StStHH allotetraploids based on three nuclear genes / R.J. Mason-Gamer, M. M. Burns, M. Naum // *PLoS One*. – 2010. – Vol. 5, № 6. – P. 10989.

Mason-Gamer, R. J. The β -amylase genes of grasses and a phylogenetic analysis of the Triticeae (Poaceae) // *Amer. J. of Botany*. – 2005. – Vol. 92, № 6. – P. 1045-1058.

Melderis, A. Taxonomic notes on the tribe *Triticeae* (Gramineae), with special reference to the genera *Elymus* L. sensu lato, and *Agropyron* Gaerther sensu lato // *Bot. J. of Linnean Soc.* – 1978. – Vol. 76, № 4. – P. 369-384.

Melderis, A. Tribe *Triticeae* Dumort / A. Melderis, S. J. Humphries, T. G. Tutin, S. A. Heathcote // *Flora Europaea*. – Cambridge, 1980. – Vol. 5. – P. 190-206.

Milligan, B. G. Conservation genetics: beyond the maintenance of marker diversity / B. G. Milligan, J. Leebens-Mack, A. E. Strand // *Molecular Ecology*. – 1994. – Vol. 3, № 4. – P. 423-435.

Nei, M. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases / M. Nei, W.-H. Li // *Proc. of Nat. Acad. of Sciences of USA*. – 1979. – Vol. 76, № 10. – P. 5269-5273.

Ohwi, J. *Gramina Japonica I* // *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*. – 1941. – Vol. 10, № 2. – P. 94-108.

Ohwi, J. *Gramina Japonica IV* // *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*. – 1942. – Vol. 11, № 3. – P. 145-193.

Okito, P. A Y-genome specific STS marker in *Pseudoroegneria* and *Elymus* species (Triticeae: Gramineae) / P. Okito, I. W. Mott, Y. Wu, R. R. C. Wang // *Genome*. – 2009. Vol. 52, № 4. – P. 391-400.

Okito, P. Origins of the Y genome in *Elymus* [Электронный ресурс] // *All Graduate Theses and Dissertations*. – 2008. – Pap. 95. – URL: <http://digitalcommons.usu.edu/etd/95>.

Olson, M. A common language for physical mapping of the human genome / M. Olson, L. Hood, C. Cantor, D. Dotstein // *Science*. – 1989. – Vol. 245, № 4925. – P. 1434-1435.

Orita, M. Detection of polymorphism of human DNA by gel electrophoresis as single-strand conformation polymorphisms / M. Orita, H. Iwahana, H. Kanazawa // *Proc. of Nat. Acad. of Sciences of USA*. – 1989. – Vol. 86, № 8. – P. 2766-2770.

Paran, I. Development of reliable PCR-based markers linked to downy mildew resistance genes in lettuce / I. Paran, R. W. Michelmore // *Theoret. a. Appl. Genetics.* – 1993. – Vol. 85, № 8. – P. 985-993.

Prevost, A. A new system of comparing PCR primers applied to ISSR fingerprinting of potato accessions / A. Prevost, M. Wilkinson // *Theoret. a. Appl. Genetics.* – 1999. – Vol. 98, № 1. – P. 107-112.

Redinbaugh, M. G. Ubiquity of the St chloroplast genome in St-containing Triticeae polyploids / M. G. Redinbaugh, T. A Jones, Y. T. Zhang // *Genome.* – 2000. – Vol. 43, № 5. – P. 846-852.

Sakamoto, S. Cytogenetic studies in the tribe Triticeae. A polyhaploid plant of *Agropyron tsukushiense* var. *transiens* Ohwi found in a state of nature // *Jap. J. of Genetics.* – 1964. – Vol. 39, № 6. – P. 393-400.

Salomon, B. Genomic groups, morphology and sectional delimitation in Eurasian *Elymus* (Poaceae, Triticeae) / B. Salomon, B.-R. Lu // *Plant Systematics a. Evolution.* – 1992. – Vol. 180, № 1. – P. 1-13.

Salomon, B. Interspecific hybridizations in the *Elymus semicostatus* group (Poaceae) // *Genome.* – 1993. – Vol. 36, № 5. – P. 899-905.

Salomon, B. Taxonomy and morphology of the *Elymus semicostatus* group (Poaceae) // *Nord. J. of Botany.* – 1994. – Vol. 14, № 1. – P. 7-21.

Snyder, L. A. Cytology of inter-strain hybrids and the probable origin of variability in *Elymus glaucus* // *Amer. J. of Botany.* – 1951. – Vol. 38. – P. 195-202.

Snyder, L. A. Morphological variability and hybrid development in *Elymus glaucus* // *Amer. J. of Botany.* – 1950. – Vol. 37. – P. 628-636.

STATISTICA 5.0 for Windows : computer progr. manual [Электронный ресурс] / StatSoft. – Tulsa : StatSoft, 1995. – URL: <http://www.updatestar.com/ru/topic/statistica%205.0%20free%20download>.

Stebbins, G. L. The hybrid origin of microspecies in the *Elymus glaucus* complex // *Cytologia.* – 1957. – Suppl. – P. 336-340.

Sun, G. L. Analysis of tetraploid *Elymus* species using wheat microsatellite markers and RAPD markers / G. L. Sun, B. Salomon, R. Von Bothmer // *Genome.* – 1997. – Vol. 40, № 6. – P. 806-814.

Sun, G. L. Characterization of microsatellite loci from *Elymus alaskanus* and length polymorphism in several *Elymus* species (*Triticeae: Poaceae*) / G. L. Sun, B. Salomon, R. Von Bothmer // *Genome.* – 1998b. – Vol. 41, № 3. – P. 455-463.

Sun, G. L. Characterization of microsatellite polymorphism in *Elymus* species / G. L. Sun, B. Salomon, R. Von Bothmer // *Triticeae III : proc. of 3rd Intern. Triticeae symp. (Aleppo, Syria, May 4-8, 1997).* – Enfield, 1998a. – P. 175-182.

Sun, G. L. Genetic diversity in *Elymus caninus* as revealed by isozyme RAPD and microsatellite markers / G.L. Sun, O. Diaz, B. Salomon, R. Von Bothmer // *Genome*. – 1999. – Vol. 42, № 3. – P. 420-431.

Sun, G. Molecular evolution and genome divergence at RPB2 gene of the St and H genome in *Elymus* species / G. Sun, T. Daley, Y. Ni // *Plant Molecular Biology*. – 2007. – Vol. 64, № 6. – P. 645-650.

Sun, G. Molecular evolution and origin of tetraploid *Elymus* species / G. Sun, B. Salomon // *Breeding Science*. – 2009. – Vol. 59, № 4. – P. 487-491.

Sun, G. Molecular phylogeny of RPB2 gene reveals multiple origin, geographic distribution of H genome, and the relationship of the Y genome to other genomes of *Elymus* species / G. Sun G, Y. Ni, T. Daley // *Molecular Phylogenetics a. Evolution*. – 2008. – Vol. 46, № 3. – P. 897-907.

Sun, G. Origin of the Y genome in *Elymus* and its relationship to other genomes in Triticeae based on evidence from elongation factor G (EF-G) gene sequences / G Sun, T. Komatsuda // *Molecular Phylogenetics a. Evolution*. – 2010. Vol. 56, № 4. – P. 727-733.

Svitashev, S. A study of twenty eight *Elymus* species using repetitive DNA sequences / S. Svitashev, B. Salomon, T. Bryngelsson, R. Von Bothmer // *Genome*. – 1996. – Vol. 39, № 6. – P. 1093-1101.

Svitashev, S. C. Genome-specific repetitive DNA and RAPD markers for genome identification in *Elymus* and *Hordelymus* / S. Svitashev, T. Bryngelsson, X. M. Li, R. R. C. Wang // *Genome*. – 1998. – Vol. 41, № 1. – P. 120-128.

Tautz, D. Simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryotic genomes / D. Tautz, M. Renz // *Nucleic Acids Research*. – 1984. – Vol. 12, № 10. – P. 4127-4138.

The BioNumerics manual. Applied Maths BVBA [Электронный ресурс]. – 2004. – URL: <http://www.applied-maths.com/bionumerics/>.

Torabinejad, J. Genome constitution of the Australian hexaploid grass, *Elymus scabrus* (*Poaceae: Triticeae*) / J. Torabinejad, R. J. Mueller // *Genome*. – 1993. – Vol. 36, № 1. – P. 147-151.

Treutlein, J. Evidence for the polyphyly of *Haworthia* (Asphodelaceae, subfamily Alooideae; Asparagales) inferred from nucleotide sequences of rbcL, matK, ITS1 and genomic fingerprinting with ISSR-PCR / J. Treutlein, G. F. Smith, B.-E. Van Wyk, M. Wink // *Plant Biology*. – 2003b – Vol. 5, № 5. – P. 513-521.

Treutlein, J. Molecular relationships in Encephalartos (*Zamiaceae, Cycadales*) based on nucleotide sequences of nuclear ITS 1&2, rbcL, and genomic ISSR fingerprinting / J. Treutlein, P. Vorster, M. Wink // *Plant. Biology*. – 2005. – Vol. 7, № 1. – P. 79-90.

Treutlein, J. Phylogenetic relationships in the Asphodelaceae (subfamily Alooideae) inferred from chloroplast DNA sequences (*rbcL*, *matK*) and from genomic fingerprinting (ISSR) / J. Treutlein, G. F. Smith, B.-E. Van Wyk, M. Wink // *Taxon*. – 2003a. – Vol. 52, № 2. – P. 193-207.

Van de Peer, Y. TREECON for Windows: A software package for the construction and drawing of evolutionary trees for the Microsoft Windows environment / Y. Van de Peer, R. D. Wachter // *Computer Applications in Biosciences*. – 1994. – Vol. 10, № 5. – P. 569-570.

Vos, P. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting / Vos, P. [et al.] // *Nucleic Acids Research*. – 1995. – Vol. 23, № 21. – P. 4407-4414.

Wang, R. R.-C. Genome symbols in the *Triticeae* (*Poaceae*) / R. R.-C. Wang [et al.] // *Proceedings of 2nd International Triticeae Symposium* (Logan, USA, June 20-24, 1994). – Logan, 1994. – P. 29-34.

Wang, S. *Elymus* in Australia / S. Wang, S. W. L. Jacobs // *Triticeae IV : proc. the 4th Intern. Triticeae symp.* (Córdoba, Spain, Sept. 10-12, 2001). – Sevilla, 2002. – P. 135-140.

Waugh, R. Genetic distribution of Bare-1-like retrotransposable elements in the barley genome revealed by sequence-specific amplification polymorphisms (S-SAP) / R. Waugh [et al.] // *Molecul. a. Gener. Genetics*. – 1997. – Vol. 253, № 6. – P. 687-694.

Welsh, J. Arbitrarily primed PCR fingerprinting of RNA / J. Welsh [et al.] // *Nucleic Acids Research*. – 1992. – Vol. 20, № 19. – P. 4965-4970.

Williams, J. G. K. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers / J. G. K. Williams [et al.] // *Nucleic Acids Research*. – 1990. – Vol. 18, № 22. – P. 6531-6535.

Wolfe, A. D. Assessing hybridization in natural populations of *Penstemon* (*Scrophulariaceae*) using hypervariable inter simple sequence repeat markers / A. D. Wolfe, Q.-Y. Xiang, S. R. Kephart // *Molecular Ecology*. – 1998. – Vol. 7, № 9. – P. 1107-1125.

Wolfe, A. D. ISSR Techniques for Evolutionary Biology // *Methods in Enzymology*. – Hardbound, 2005. – Vol. 395 : *Molecular evolution: producing the biochemical data*. – P. 134-144.

Yang, X. L. *Triticeae* (*Poaceae*) // *Flora Republicae Popularis Sinicae*. – Beijing, 1987. – P. 7-117.

Yang, X. L. New species of *Roegneria* K. Koch // *Acta Phytotaxonomica Sinica*. – 1980. – Vol. 18. – P. 253.

Yen, C. Askill Löve and the modern genetic concept of the genera in the tribe *Triticeae* (*Poaceae*) / C. Yen, J. L. Yang, Y. Yen, H. Kihara // *Acta Phytotaxonomica*

Sinica. – 2005b. – Vol. 43, № 1. – P. 82-93.

Yen, C. *Douglasdeweya*: a new genus, with a new species and a new combination (Triticeae: Poaceae) / C. Yen, J. L. Yang, B. R. Baum // *Canad. J. of Botany*. – 2005a. – Vol. 83, № 4. – P. 413-419.

Yen, C. *Kengyilia gobicola*, a new taxon from west China / C. Yen, J.-L. Yang // *Canad. J. of Botany*. – 1990. – Vol. 68, № 9. – P. 1894-1897.

Yockteng, R. Relationships among pansies (*Viola* section *Melanium*) investigated using ITS and ISSR markers / R. Yockteng [et al.] // *Plant Systematics a. Evolution*. – 2003. – Vol. 241, № 3/4. – P. 153-170.

Zeng, J. Molecular phylogeny and maternal progenitor implication in the genus *Kengyilia* (Triticeae: Poaceae): evidence from COXII intron sequences / J. Zeng [et al.] // *Biochem. Systematics a. Ecology*. – 2010. – Vol. 38, № 2. – P. 202-209.

Zhang, C. Phylogenetic relationships among the species of *Elymus* sensu lato in Triticeae (Poaceae) based on nuclear rDNA ITS sequences / C. Zhang [et al.] // *Genetika*. – 2009. – Vol. 45, № 6. – P. 793-803.

Zhang, J. Y. Molecular cytogenetic characterization of Eb-genome chromosomes in *Thinopyrum bessarabicum* disomic addition lines of bread wheat / J. Y. Zhang [et al.] // *Intern. J. of Plant Sciences*. – 2002. – Vol. 163, № 1. – P. 167-174.

Zhou, K. Genome constitutions and genetic relationship of *Elymus* species from China / K. Zhou [et al.] // 7 International *Triticeae* Symposium (Chengdu, China, June 9–13, 2013) : book of abstr. – [S.l.], 2013. – P. 50.

Zhu, G. H. A comparative study on the caryopses of *Roegneria*, *Elymus*, and *Agropyron* (Gramineae) / G.H. Zhu, X. L. Yang // *J. of Inner Mongolia Teachers' Univ.* – 1990. – Vol. 4, № 1. – P. 30-35.

Zhu, G. H. A comparative study on the esterase and proxidase isoenzyme of *Roegneria* K. Koch and *Elymus* Linnaeus / G. H. Zhu, X. M. Xie, X. L. Yang // *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*. – 1990. – Vol. 10, № 1. – P. 43-53.

Zietkiewicz, E. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR) - anchored polymerase chain reaction amplification / E. Zietkiewicz, A. Rafalski, D. Labuda // *Genomics*. – 1994. – Vol. 20, № 2. – P. 176-183.